АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 63

9

СЕНТЯБРЬ

ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1978

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 63 (1978) № 9

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *М. М. Голлербах*, *О. В. Заленский*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов*, *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *И. Д. Романов*, *А. К. Скворцов*, *В. Б. Сочава*, *А. Л. Тахтаджян*, *А. И. Толмачев*, *Ан. А. Федоров*, *Б. А. Юрцев*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *M. M. Hollerbach*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov*, *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *I. D. Romanov*, *A. K. Skvortsov*, *V. B. Soczava*, *A. L. Takhtajan*, *A. I. Tolmatchev*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *B. A. Yurtsev*, *O. V. Zalensky*.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Р. Г. Гершинская*, *З. В. Гришина*, *Г. В. Семерикова*

Сдано в набор 02.06.78. Подписано к печати 23.08.78. М-32350. Формат бумаги $70\times108^1/_{16}$. Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. $9^1/_2 + 4$ вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 15.68. Тираж 2702. Тип. зак. 450.

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

УДК 537.533.35 : 581.481 : 582.594.2

Г. Я. Жукова, Г. И. Савина

ЭЛЕКТРОННОМИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАРОДЫША *EPIPACTIS ATRORUBENS* (HOFFM.) SCHULT. (*ORCHIDACEAE*) НА РАННИХ ФАЗАХ ЕГО РАЗВИТИЯ

G. YA. ZHUKOVA, G. I. SAVINA. ELECTRON MICROSCOPE STUDY OF EARLY EMBRYO IN *EPIPACTIS ATRORUBENS* (HOFFM.) SCHULT. (*ORCHIDACEAE*)

Проведены светооптическое и электронномикроскопическое исследования зародыша *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. на ранних этапах его развития, начиная с двуклеточного и кончая многоклеточным зародышем, занимающим половину объема зародышевого мешка. Выявлена дифференциация зародыша, которая проявляется в различной ультраструктурной организации клеток микропилярного и халазального полюсов на всех исследованных фазах его развития. Отмечены различия в ультраструктуре клеточных оболочек и плазмалеммы, в плотности и агрегации рибосом, а также в ряде других показателей.

Полученные данные свидетельствуют также и о наличии ряда морфологических особенностей, в первую очередь в ультраструктуре плазмалеммы и клеточных оболочек, которые отличают зародыш *E. atrorubens* от других исследованных покрытосемянных растений. Эти ультраструктурные особенности представляют большой интерес, так как могут быть связаны со своеобразным способом питания зародыша орхидных, вызванным редукцией эндосперма. Дальнейшее сравнительно-морфологическое исследование эмбриогенеза орхидных, различающихся степенью редукции эндосперма, может дать дополнительный материал для уточнения неясных вопросов систематики этого уникального семейства.

Семейство орхидных давно привлекает внимание многих исследователей вследствие своеобразия эмбрионального развития его представителей: нарушение процесса двойного оплодотворения, подавление развития эндосперма, редукция зародыша и др. В настоящее время имеется значительное число работ по эмбриологии орхидных, данные которых позволяют достаточно детально и последовательно проследить морфологические изменения эмбриональных структур, начиная с ранних этапов их развития и до формирования. В несколько меньшей степени по сравнению с другими сторонами эмбрионального развития орхидных изучен эмбриогенез.

Как известно, редукция зародыша является одним из характерных признаков семейства орхидных. Только у немногих его представителей наблюдается слабая дифференциация одной семядоли (Swamy, 1949; Tohda, 1968; Терехин, Никитичева, 1968). Многие авторы, описывая эмбриогенез орхидных, указывают на отсутствие у зародыша в зрелом семени дифференцированных органов и тканей. Вместе с тем в ряде работ приведены данные, свидетельствующие о том, что клетки зародыша орхидных могут различаться размерами (Swamy, 1947, 1948; Tohda, 1968, 1974) и составом запасных веществ (Цингер и др., 1964; Tohda, 1968; Поддубная-Арнольди, 1976).

Таким образом, несмотря на кажущуюся однородность клеток зародыша орхидных, даже по результатам светооптических исследований есть основания полагать, что по мере развития зародыша в его клетках

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1978 г.

появляются существенные структурные различия, т. е. что и у зародыша орхидных, вероятно, имеет место определенная степень дифференциации, которая может быть названа цитологической. Особый интерес в связи с этим представляет работа, посвященная изучению зародыша орхидных с помощью сканирующего электронного микроскопа с использованием различных методов фиксации (Schulz, 1975). Оказалось, что у зародыша орхидных выявляется определенная полярность и среди его клеток можно выделить три типа клеточной организации. Автор высказывает мысль о существовании так называемой предифференциации зародыша орхидных.

Для получения дальнейшей информации весьма перспективным является применение в исследованиях метода электронной микроскопии. Как показали работы советских и зарубежных исследователей, использование этого метода позволяет не только дополнить данные светооптических морфологических исследований, но и дает возможность в определенной степени приблизиться к пониманию функционального назначения тех или иных исследуемых структур.

Несмотря на то что электронномикроскопический метод исследования в настоящее время довольно широко применяется в эмбриологии растений, и в частности при изучении зародышевого мешка орхидных (Cocucci, Jensen, 1969), до сих пор отсутствуют данные по ультраструктуре клеток их зародыша, хотя именно эти данные могут дать более определенный и обоснованный ответ на вопрос о возможной дифференциации зародыша орхидных.

Задачей нашего исследования было изучение ультраструктуры зародыша *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. на ранних этапах его развития. Исследовались дву-, четырех,- десяти-, двенадцатиклеточные зародыши и зародыши на более поздних фазах развития, где в первом случае масса зародыша занимала приблизительно четвертую часть зародышевого мешка, а во втором — половину его объема.

Объект и методика исследования

Развивающиеся семяпочки *E. atrorubens* собирали с растений, произрастающих в естественных местах обитания (Ленинградская обл.). Семяпочки фиксировали 3%-ным глутаральдегидом на фосфатном буфере с постосмированием при 4° C. Материал дегидрировали в серии растворов этанола и ацетона и заливали в эпон 812. Срезы материала контрастировали цитратом свинца и 1%-ным уранилацетатом. Исследование и съемку препаратов проводили в электронном микроскопе JEM-7A.

Результаты исследования

Процесс оплодотворения у *E. atrorubens* (Савина, 1965) осуществляется регулярно и нормально; у этого вида образуется до четырех ядер эндосперма. Деление зиготы поперечное, в результате его образуются апикальная и базальная клетки двуклеточного зародыша. Эти клетки характеризуются неодинаковыми размерами и целым рядом морфологических различий (рис. 1, *1*, см. вклейку). Бо́льшая часть апикальной клетки занята ядром. Базальная клетка более крупная и на микропилярном конце содержит большую вакуоль. Халазальный полюс двуклеточного зародыша окружен тонким слоем цитоплазмы эндосперма, его микропилярный конец тесно примыкает к клеткам внутреннего интегумента, а одна из латеральных сторон базальной клетки граничит с сохраняющейся синергидой.

Цитоплазма обеих клеток (рис. 1, *2*, *3*) насыщена рибосомами. Все мембранные системы клеток двуклеточного зародыша за исключением плазмалеммы оказались совершенно электроннопрозрачными при примененном способе подготовки материала для электронномикроскопического исследования. В силу этих причин затруднена идентификация пластид и митохондрий. Эти органеллы имеют вид небольших разнообразной формы тел с электроннополупрозрачным содержимым. Оболочки ядер и длинные профили цистерн эндоплазматического ретикулума (*эр*) выглядят электроннопрозрачными. Цистерны *эр* имеют большое количество расширений различной формы и размеров. В отличие от клеток двуклеточного зародыша цитоплазма окружающего эндосперма характеризуется наличием органелл с нормальным контрастом содержимого. Хорошо прослеживаются мембраны гранулярного *эр*, оболочек пластид, тонопласт вакуолей.

Наружные клеточные оболочки двуклеточного зародыша *E. atrorubens* извилисты, электронноплотны, неравномерной толщины. Особенно большие утолщения и выросты характерны для наружных клеточных оболочек базальной клетки. Эти выросты направлены не только внутрь клетки (рис. 1, *2*), но и в сторону окружающего эндосперма (рис. 1, *3*). Текстура оболочки чрезвычайно сложна. Ее электронная плотность неравномерна. Встречаются электроннополупрозрачные участки, участки, содержащие хлопьевидный осадок, пузыревидные включения.

На стадии четырехклеточного зародыша происходят значительные изменения ультраструктуры. Формирование четырехклеточного зародыша начинается с поперечного деления базальной клетки двуклеточного зародыша и завершается продольным делением его апикальной клетки (рис. 2, *1*, см. вклейку). При этом наблюдается усиление поляризации зародыша. Оно проявляется прежде всего в появлении четкой разницы в плотности рибосом его клеток. Базальная клетка представляется гораздо более насыщенной рибосомами (главным образом моносомами) по сравнению с медианной и апикальными клетками (ср. рис. 2 и рис. 3, *1*, см. вклейки). В последних плотность рибосом значительно уменьшается по сравнению с клетками двуклеточного зародыша; явственно выступает их полисомная организация (рис. 3, *1*, *2*). Что касается медианной клетки, то по плотности рибосом она занимает промежуточное положение между клетками полюсов тетрады зародыша *E. atrorubens*. Такой характер поляризации представляется особенно интересным, если учесть, что медианная клетка является производной базальной клетки двуклеточного зародыша. Отмечаются значительные преобразования и в структуре плазмалеммы и клеточных оболочек, которые также носят различный характер на микропилярном и халазальном полюсах зародыша. Плазмалемма всех клеток за исключением микропилярного полюса базальной клетки четырехклеточного зародыша становится сильно извилистой, образует множество полиморфных инвагинаций (рис. 2, *2*; 3, *1*, *2*). Все клеточные оболочки резко просветляются. Матрикс их становится электроннопрозрачным. Этот процесс в меньшей степени охватывает лишь оболочки микропилярного района базальной клетки. На фоне электроннопрозрачного матрикса клеточных оболочек отчетливо выступает электронноплотная срединная пластинка (рис. 2 и 3), разнообразные пузыревидные и хлопьевидные включения, а также плазмодесмы (отмечены только во внутренних оболочках зародыша). Исключительный интерес представляют мембранные образования за плазмалеммой базальной клетки в месте ее контакта с эндоспермом (рис. 2, *3*).

По мере дальнейшего развития зародыша плотность рибосом продолжает оставаться высокой, особенно в базальной клетке (рис. 3, *4*). Оболочка ядра и внутрицистернальное пространство гранулярного *эр* выглядят электроннопрозрачными с непроявляющимися мембранами. Цистерны *эр*, по-видимому ламеллярного типа, долгое время остаются в отдельных местах расширенными (рис. 3, *3*), сильно разветвленными. Хорошо прослеживается связь перинуклеарного пространства с внутрицистернальным пространством гранулярного *эр*. Такое состояние наблюдается вплоть до стадии многоклеточного зародыша, на которой еще сохраняется функционально активная синергида, а в вакуоли эндосперма отмечается выпадение обильного электронноплотного хопьевидного осадка. Инвагинации плазмалеммы значительно увеличиваются (рис. 3, *3*; 4, *1*, *2*, см. вклейку). Это наблюдается как в пограничной с эндоспермом зоне, так и внутри тела зародыша, включая оболочку, отделяющую базальную клетку от остальных клеток зародыша. На отдельных участках клеточных оболочек наблюдается повышение электронной плотности их матрикса. Продолжает сохраняться сложность структуры пограничной зоны между базальной клеткой зародыша и эндоспермом.

Одновременно с описанными процессами наблюдается постепенное повышение контраста мембран клеток зародыша. Это преобразование отмечается прежде всего у пластид и аппарата Гольджи. Начало этого процесса коррелирует с появлением обильного электронноплотного хлопьевидного осадка в вакуоли эндосперма (рис. 4, *1*). Интересно отметить, что полярность наблюдается и в развертывании этого процесса. Он начинается на апикальном полюсе зародыша (рис. 4, *1*, *2*), а на базальном выражен значительно слабее (рис. 3, *3*).

Описанные выше инвагинации плазмалеммы и электронная прозрачность клеточных оболочек долгое время наблюдается в ходе эмбриогенеза. Исключение составляют только оболочки базального полюса зародыша, особенно контактирующие с клетками внутреннего интегумента.

Следует подчеркнуть, что для *E. atrorubens* характерно продолжительное сохранение одной из синергид. Судя по ультраструктуре, она является функционально активной клеткой зародышевого мешка, имеющей свои морфологические особенности (рис. 3, *3*): наличие, например, трубчатого гладкого *эр*.

Ультраструктурный облик развивающегося зародыша *E. atrorubens* приобретает совершенно новые черты, когда в нем наблюдается отложение запасных веществ. Четко выявляются мембраны пластид, митохондрий, гранулярного *эр*, ядерной оболочки с рибосомами на наружной поверхности, тонопласт вакуолей (рис. 4, *3*, *4*). Хорошо видны цистерны диктиосом, отчленяющие пузырьки от своих полюсов. Совершенно иной становится и структура плазмалеммы и клеточных оболочек. Внутренние клеточные оболочки зародыша становятся тонкими, электронноплотными (рис. 4, *4*). Плазмалемма лишь на отдельных участках образует незначительные инвагинации.

Обсуждение и заключение

Предварительный анализ полученных нами результатов электронномикроскопического исследования развивающегося зародыша *E. atrorubens* позволяет говорить о наличии дифференциации его клеток уже с самых начальных фаз эмбриогенеза. Эта дифференциация выражается прежде всего в поляризации зародыша, которая усиливается по мере его развития. Различия в ультраструктурной организации клеток микропилярного и халазального полюсов раннего зародыша наблюдаются вплоть до стадии многоклеточного зародыша, занимающего половину объема зародышевого мешка (последующие стадии не исследовались). Эти различия выявляются по очень многим показателям. Они отмечены в ультраструктуре клеточных оболочек, плазмалеммы, в плотности и агрегации рибосом.

Как известно, поляризация зародыша, начиная с его двуклеточной фазы развития, свойственна многим покрытосемянным. На примере *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968a) и *Gossypium hirsutum* (Jensen, 1968) показано, что уже в зиготе перед началом ее деления наблюдается усиление поляризации цитоплазмы на ультраструктурном уровне. На основании электронномикроскопических исследований становится ясным, что в основе поляризации раннего зародыша у разных видов лежат различные ультраструктурные преобразования. Так, у двуклеточного зародыша *Capsella* плотность рибосом одинакова в обеих клетках (Schulz, Jensen, 1968a), т. е. не отмечено поляризации по плотности рибосом. Однако различия в субклеточной организации его клеток имеются: в базальной клетке наблюдается большое число диктиосом и запасных веществ — крахмала и липидных включений. Со стадии трехклеточного зародыша наблюдается увеличение плотности рибосом в терминальной клетке, а у четырех-пятиклеточного зародыша *Capsella bursa-pastoris* (Schulz, Jensen, 1968b) большая плотность рибосом отмечена у терминальных клеток, в то время как у исследованного нами зародыша *E. atrorubens* особенно высокой плотностью рибосом характеризуется микропилярный полюс, несущий, по-видимому, функции суспензора. Мы не можем пока остановиться на вопросе о других типах дифференциации зародыша *E. atrorubens*, кроме как на его поляризации, так как для этого необходимы дальнейший анализ полученных материалов и дополнительные исследования.

Для эмбриологии и систематики растений большой интерес представляет сравнительно-морфологический анализ ультраструктуры клеток зародышей покрытосемянных растений. В настоящее время эмбриологическая литература располагает данными о субклеточной организации зародышей ранних этапов развития уже целого ряда покрытосемянных: *Zea mays* L. (Diboll, 1968), *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medic. (Schulz, Jensen, 1968a, б, 1969), *Linum usitatissimum* L. (Deschamps, 1969; d'Alascio-Deschamps, 1973), *Hibiscus costatus* (Ashley, 1972), *Secale cereale* L. (Hallam, 1972), *Hordeum vulgare* (Norstog, 1972), *Helianthus annuus* L. (Newcomb, 1973), *Stellaria media* (L.) Cyril. (Newcomb, Fowke, 1974), *Quercus gambelii* Nutt. (Singh, Mogensen, 1975).

Анализ полученных нами материалов и литературных данных выявил ряд общих черт в ультраструктурной организации ранних проэмбрио *E. atrorubens* и *Quercus gambelii*. Так, внутрицистернальное пространство *эр* и перинуклеарное пространство ядер базальной клетки и клеток суспензора *Q. gambelii* совершенно электроннопрозрачно, подобно тому как это обнаружено нами у зародыша *E. atrorubens*. Можно указать лишь на одно отличие: у *E. atrorubens* отсутствие контраста у цистерн *эр* и оболочек ядер наблюдается во всех клетках раннего зародыша, а не только в клетках микропилярного полюса. Ультраструктура клеток зародыша указанных видов на ранних этапах его развития сходна и по целому ряду других показателей. То же обилие митохондрий с электроннополупрозрачным содержимым, наличие расширений у выступающих на фоне заполненной рибосомами основной цитоплазмы контуров цистерн *эр*, а также легко выявляемой связи наружных мембран ядерной оболочки с цистернами *эр*. У клеточной оболочки, отделяющей базальную клетку от остальных клеток зародыша *Q. gambelii*, на стадии шести-двенадцати клеток отмечена электронная прозрачность. Эта особенность наблюдается почти у всех клеток зародыша *E. atrorubens* в ходе раннего эмбриогенеза.

Полученные нами материалы выявили также большое своеобразие ультраструктуры плазмалеммы и клеточных оболочек зародыша *E. atrorubens*. Оно заключается в постепенном увеличении поверхности плазмалеммы и усложнении ее структуры по мере развития зародыша.Такого явления до сих пор не отмечалось ни у одного из исследованных видов покрытосемянных. Интересно, что плазмалемма шести-двенадцатиклеточного и раннего шаровидного зародышей *Q. gambelii* (за исключением базальной клетки) так же, как и у зародыша *E. atrorubens*, характеризуется извилистыми очертаниями. Однако то незначительное увеличение поверхности плазмалеммы, которое отмечено у зародыша *Q. gambelii*, не идет ни в какое сравнение с усложнением структуры плазмалеммы, наблюдаемым у раннего зародыша *E. atrorubens*. Вполне вероятно, что отмеченные морфологические особенности клеточной оболочки и плазмалеммы зародыша *E. atrorubens* связаны со своеобразием способа питания развивающегося зародыша орхидных, характеризующихся редукцией эндосперма. Дальнейшие исследования покажут, являются ли эти своеобразные черты ультраструктуры клеточных оболочек и плазмалеммы раннего зародыша *E. atrorubens* свойством лишь орхидных или и каких-либо других еще не исследованных покрытосемянных растений. Возможно, что данные по ультраструктуре клеточных оболочек и плазмалеммы раннего зародыша орхидных, отличающихся большим своеобразием и разнообразием путей развития центральной проэндоспермальной клетки зародышевого мешка, представят известный интерес и для систематики этого уникального семейства.

Пользуясь случаем, авторы выражают свою благодарность Е. В. Драгуновой за помощь в подготовке материала для электронномикроскопического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. — Савина Г. И. (1965). Развитие половых элементов и процесс оплодотворения у некоторых видов *Orchis*. Бот. ж., 50, 1. — Терехин Э. С., З. И. Никитичева. (1968). Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. I. Метаморфоз. Бот. ж., 53, 1. — Цингер Н. В., В. А. Поддубная-Арнольди, Т. П. Петровская-Баранова. (1964). Эволюция женских эмбриональных органов у сложноцветных и орхидных. Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР, 55. — d'Alascio-Deschamps R. (1973). Modifications ultrastructurales liées à la fécondation chez le Lin. Bull. Soc. Bot. Françe. Mém., 1973, Coll. Morphologie. — Ashley T. (1972). Zygote shrinkage and subsequent development in some *Hibiscus* hybrids. Planta, 108, 4. — Cocucci A. E., W. A. Jensen. (1969). Orchid embryology: the mature megagametophyte of *Epidendrum scutella*. Kurtziana, 5. — Deschamps R. (1969). Premiers stades du developpement de l'embryon et de l'albumen du Lin: étude au microscope électronique. Rev. Cytol. Biol. Vég., 32. — Diboll A. G. (1968). Fine structural development of the megagametophyte of *Zea mays* following fertilization. Amer. J. Bot., 55, 7. — Hallam N. D. (1972). Embryogenesis and germination in rye (*Secale cereale* L.). 1. Fine structure of the developing embryo. Planta, 104, 2. — Jensen W. A. (1968). Cotton embryogenesis: the zygote. Planta, 79, 4. — Kapil R. N. (1974). Contemporaryspectacle in angiosperm embryology. Acta Bot. Ind., 2, 2. — Newcomb W. (1973). The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization. Can. J. Bot., 51, 5. — Newcomb W., L. C. Fowke. (1974). *Stellaria media* embryogenesis: the development and ultrastructure of the suspensor. Can. J. Bot., 52, 3. — Norstog K. (1972). Early development of the barley embryo: fine structure. Amer. J. Bot., 59, 2. — Schulz D. (1975). The orchid embryo — a revision on the base of several electron microscopical preparation methods. XII Intern. Bot. Congr., Leningrad, Abstracts. — Schulz R., W. A. Jensen. (1968a). *Capsella* embryogenesis: the egg, zygote and young embryo. Amer. J. Bot., 55, 7. — Schulz R., W. A. Jensen. (1968б). *Capsella* embryogenesis: the early embryo. J. Ultrast. Res., 22, 5—6. — Schulz P., W. A. Jensen. (1969). *Capsella* embryogenesis: the suspensor and the basal cell. Protoplasma, 67, 2—3. — Singh A. P., H. L. Mogensen. (1975). Fine structure of the zygote and early embryo in *Quercus gambelii*. Amer. J. Bot., 62, 2. — Swamy B. G. L. (1947). On the life-history of *Vanilla planifolia*. Bot. Gaz., 108, 3. — Swamy B. G. L. (1948). Agamospermy in *Spiranthes cernua*. Lloydia, 11, 3. — Swamy B. G. L. (1949). Embryological studies in the *Orchidaceae*. 1. Gametophytes. Amer. Midl. Nat., 41, 1. — Tohda H. (1968). Development of the embryo of *Bletilla striata*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV (Biol.), 34. — Tohda H. (1974). Embryological study of *Gymnadenia camtschatica*. Sci. Rep. Tôhoku Univ., Ser. IV (Biol.), 37.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 X 1977.

SUMMARY

A light and electron microscopic study of *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. embryo at early stages of its development (beginning with bicellular embryo and upto multicellular embryo occupying one half of the embryo sac volume) has been carried out. The embryo differentiation has been observed manifesting itself in the different structural organization of micropylar and chalazal poles at all developmental phases studied. Differences in the ultrastructure of cell membranes and plasmalemma, in densities and agregation of ribosomes, as well as in a number of other indices, have been also discovered.

Besides this, the data obtained show the presence of a number of morphological peculiarities, first of all in the ultrastructure of plasmalemma and cell walls, which distinguish the *E. atrorubens* embryo from that of other studied angiospermous plants. These ultrastructural peculiarities are of great interest because they may be connected with the specific way of nutrition of *Orchidaceae* embryos, caused by the absence of endosperm. Further comparative morphological investigation of embryogenesis in *Orchidaceae*, differing in the degree of endosperm reduction may supply additional material for the clarification of obsucre taxonomical problems of this unique family.

УДК 576.312.32/.38 : 635.527.2

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова

ХРОМОСОМНЫЕ ЧИСЛА НЕКОТОРЫХ ЗЛАКОВ (*POACEAE*) ФЛОРЫ СССР. II

A. P. SOKOLOVSKAYA, N. S. PROBATOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME GRASSES (*POACEAE*) OF THE U. S. S. R. FLORA. II

Изучено 56 видов и подвидов (29 родов из 13 триб) злаков из различных районов СССР. Для 10 таксонов числа хромосом приводятся впервые. Обсуждаются пути преобразования основного числа хромосом (x) в трибах *Brachypodieae* и *Stipeae*, таксономическое значение хромосомных рас и другие вопросы кариосистематики злаков.

В данной статье мы приводим хромосомные числа для 56 таксонов злаков флоры СССР.[1] Из них у 10 видов и подвидов числа хромосом установлены впервые. Исследованы представители 29 родов, принадлежащих, по Н. Н. Цвелеву (1976), к трибам *Brachypodieae*, *Triticeae*, *Aveneae*, *Scolochloeae*, *Poeae*, *Seslerieae*, *Meliceae*, *Stipeae*, *Danthonieae*, *Aristideae*, *Aeluropodeae*, *Cynodonteae*, *Zoisieae*.

Нами исследованы 106 цитологических образцов. Как и в предыдущих наших работах, использована методика постоянных препаратов с фиксацией корней в смеси Навашина и окраской железным гематоксилином по Гейденгайну. Подсчет хромосомных чисел выполнен А. П. Соколовской. Препараты и цитируемые гербарные образцы сохраняются в Ленинградском государственном университете (сборы А. П. Соколовской) и в Биолого-почвенном институте Дальневосточного научного центра АН СССР (ДВНЦ) в г. Владивостоке (сборы Н. С. Пробатовой и других коллекторов).

Ниже приводим полученные числа хромосом. Литературные ссылки даны преимущественно на справочник «Хромосомные числа цветковых растений» (1969) — ХЧЦР, 1969. Впервые изученные таксоны отмечены звездочкой. Часто повторяющиеся фамилии коллекторов сокращены: А. С. (А. Соколовская), Н. П. (Н. Пробатова).

Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv. ssp. *sylvaticum*.

2n=18. Азербайджанская ССР: 1) 20 км к Ю от г. Ленкорань, Гирканский заповедник, долинный лес из *Parrotia persica*, 3 VI 1972, № 3559, Н. П.; 2) там, же, опушка леса, 3 VI 1972, № 3560, Н. П.

(2n=18 — ХЧЦР, 1969; 2n=18, 28, 42+2, 56 — Kožuharov et al., 1974).

Brachypodium pinnatum (L.) Beauv ssp. *pinnatum*.

2n=20. Азербайджанская ССР, Кусарский р-н, близ сел. Курун, горный склон, выс. 1750 м над ур. м., субальпийский луг, 16 VIII 1975, № 4134, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969; 2n=14, 16, 28 — Kožuharov et al., 1974).

Trachynia distachya (L.) Link (*Brachypodium distachyon* (L.) Beauv.).

---

[1] Сообщение I (Соколовская, Пробатова, 1975) было посвящено хромосомным числам 56 таксонов злаков из триб *Aveneae* и *Poeae*. Хромосомные числа злаков флоры СССР приведены также в ряде наших более поздних работ (Соколовская, Пробатова, 1976а, б, 1977а, б. в; Пробатова, 1977).

2n=10. Дагестанская АССР, Магарашкентский р-н, по дороге из пос. Ахты в Магарашкент, левый берег р. Самур, глинистые холмы, 30 VI 1961, № 4522 (2543), Н. Цвелев; Азербайджанская ССР, окр. г. Агдам, на склоне среди кустарников, 20 VIII 1975, № 4203, Н. П.

2n=28. Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, окр. сел. Тутлы-Кала, склон к р. Сумбар, 20 V, 1972, № 3703, Н. П.[2]

2n=30. Туркменская ССР, Сумбарская долина, 22 VIII 1965, № 4550, П. Чопанов.

(2n=10 — Петрова, 1968; Roux, 1957; Kožuharov et al. 1974; 2n=28, 30 — ХЧЦР, 1969; 2n=28 — Kliphuis, Wieffering, 1972).

Hordeum brevisubulatum (Trin.) Link s. l.

ssp. *violaceum* (Boiss. et Huet) Tzvel.

2n=14. Кабардино-Балкарская АССР: 1)Баксанское ущелье, окр. сел. Тегенекли, галечник р. Баксан, 1 VIII 1975, № 4077, Н. П.; 2) ущелье Терескол, выс. 2600 м над ур. м., у ручья, 16 VII 1938, № 35, А. С.; 3) 5 км выше сел. Верхняя Балкария по долине р. Черек, луг, 3 VIII 1975, № 4094, Н. П.; Чечено-Ингушская АССР: 1) дорога на перевалах Харами, выс. 1550 м над ур. м., субальпийский луг, 7 VIII 1975, № 4105, Н. П.; 2) у перевала Харами, выс. 1900 м над ур. м., субальпийский луг, 7 VIII 1975, № 4107, Н. П.; Дагестанская АССР: 1) Гунибский р-н, окр. сел. Верхний Гуниб, горный луг, 17 VII 1975, № 4060, Н. П.; 2) окр. аула Куруш, выс. 2000 м над ур. м., субальпийский луг, 13 VIII 1975, № 4128, Н. П.; Азербаджанская ССР, Нахичеванская АССР, близ сел. Ремешин, выс. 2170 м над ур. м., горный склон, среди кустарников, 23 VIII 1975, № 4281, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

ssp. *brevisubulatum.*

2n=28. Алтай, Ойротия, Чуйская степь, окр. пос. Кош-Агач, выс. 1835 м над ур м., берег реки, 24 VII 1937, № 4, А. С.; Якутская АССР, окр. г. Якутска, обочина дороги, 12 VIII 1973, № 3845, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969).

ssp. *turkestanicum* (Nevski) Tzvel.

2n=14. Западный Памир, стационар Джаушангоз, 16 VIII 1936, № 124, А. С.

2n=28. Таджикская ССР, Гиссарский хребет, перевал Анзоб, выс. 3390 м над ур. м., горная степь, 3 II 1973, № 3744, Н. П.

2n=42. Восточный Памир, оз. Кара-Куль, выс. 4300 м над ур. м. 6 VIII 1936, № 8, А. С.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Gaudinospsis macra (Stev. ex Bieb.) Eig.

2n=14. Туркменская ССР, берег р. Сумбар, в 2 км к сел. Дузлы-Депе, 6 V 1972, № 3504, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Trisetum flavescens (L.) Beauv. ssp. *flavescens.*

2n=24. Ленинградская обл.: 1)Гатчинский р-н, 1.5 км к З от ж.-д. станции Елизаветино, луг близ насыпи, 6 VI 1976, № 4341, Н. П.; 2) окр. сел. Никольское, луг у старой дороги, 8 VII 1976, № 4366, Н. П.

(2n=24, 28 — ХЧЦР, 1969).

Trisetum sibiricum Rupr. ssp. *sibiricum.*

2n=14. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, окр. пос. Выра, пойма р. Оредеж, среди кустарников, 8 VII 1976, № 4359, Н. П. (2n=14 — Соколовская, Пробатова, 1975, 1977б).

Corynephorus canescens (L.) Beauv.

2n=14. Украинская ССР, 12 км выше г. Киева, устье р. Десна, на песке, 21 VII 1976, № 4384, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

* *Apera intermedia* Hack.

---

[2] Нами был исследован также образец *Trachynia distachya* (№ 3998), выращенный из семян, полученных по обмену из Португалии (Coimbra); для этого образца установлено число хромосом 2n=28.

2n=14. Армянская ССР, Сисианский р-н, окр. сел. Ангехакот, берег р. Воротан, на галечнике, 22 VIII 1975, № 4213, Н. П.

Apera interrupta (L.) Beauv.

2n=14. Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, долина р. Сумбар, в 2 км к С от сел. Дузлы-Депе, у арыка, 6 V 1972, № 3500, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=14 — Чопанов, Юрцев, 1973).

Apera spica-venti (L.) Beauv. ssp. *spica-venti.*

2n=14. Украинская ССР, ЮЗ окр. г. Киева, у пос. Корчеватое, на насыпи канала, 23 VII 1976, № 4536, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Polypogon semiverticillatus (Forsk.) Hyl.

2n=28. Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, 20 км к З от г. Махачкала, окр. ж.-д. станции Кумтор-Кала, илистый берег р. Шура-Озень, 13 VII 1975, № 4322, Н. П.; Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 3 км от базы Гирканского заповедника, на ж.-д. насыпи, 4 VI 1972, № 3567, Н. П.; Туркменская ССР, г. Кызыл-Арват, на пустыре, 20 V 1972, № 3542, Н. П.

(2n=14, 28 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Чопанов, Юрцев, 1976).

Polypogon monspeliensis (L.) Desf.

2n=28. Дагестанская АССР, Буйнакский р-н, окр. ж.-д. станции Кумтор-Кала, илистый берег р. Шура-Озень, 13 VII 1975, № 4321, Н. П.; Азербайджанская ССР: 1) ЮЗ окраина г. Баку, в р-не пос. Патамдарт, влажный луг, 1 VI 1972, № 3553, Н. П.; 2) Ленкоранский р-н, 3 км от базы Гирканского заповедника, на ж.-д. насыпи, 4 VI 1972, № 3580, Н. П.; Узбекская ССР, Кара-Калпакская АССР, 3 км к С от пос. Тахта-Купыр, берег озера, 8 VI 1973, № 3724, Н. П.

(2n=28 — ХЧЦР, 1969).

Polypogon fugax Nees ex Steud. (*P. demissus* Steud.).

2n=42. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, окр. базы Гирканского заповедника, на ж.-д. насыпи, 4 VI 1972, № 3566, Н. П.

(2n=42 — ХЧЦР, 1969).

Gastridium phleoides (Nees et Meyen) C. E. Hubb.

2n=28. Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 4 км к Ю от границы Гирканского заповедника, на вырубке, 4 VI 1972, № 3571, Н. П.

(2n=28 — Гриф, в ХЧЦР, 1969).

Scolochloa festucacea (Willd.) Link (*Fluminea festucacea* (Willd.) Hitchc.

2n=28. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, окр. ж.-д. станции Мариенбург, берег речки, 4 VI 1974, № 3864, Н. П.; Якутская АССР, 10 км к ЮЗ от г. Якутска, сырой луг у озера, 31 VII 1973, № 3766, Н. П.

(2n=28 — Church, 1949; [3] Löve, a. Löve, 1944).

Vulpia ciliata Dum.

2n=28. Дагестанская АССР: 1) 20 км к З от г. Махачкала, сел. Кумтор-Кала, задернованное понижение среди песков, 2 VI 1961, № 4524 (71), Н. Цвелев; 2) там же, возвышенность к Ю от сел. Кумтор-Кала, у скал, 3 VI 1961, № 4526 (2020), Н. Цвелев.

(2n=14 — Чуксанова, в ХЧЦР, 1969).

Vulpia myuros (L.) C. C. Gmel.

2n=42. Дагестанская АССР, Дахадаевский р-н, между селениями Кубачи и Урари, по дороге на сел. Акуша, выс. 1700 м над ур. м., луг у вершины хребта, 9 VII 1961, № 4531 (2977), Н. Цвелев; Азербайджанская ССР, Ленкоранский р-н, 3 км к Ю от базы Гирканского заповедника, на ж.-д. насыпи, 4 VI 1972, № 3576, Н. П.,[4] Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, долина р. Сумбар, в 2 км к С от сел. Дузлы-Депе, у арыка, 6 V 1972, № 3499, Н. П.; Таджикская ССР, окр. г. Душанбе, надпойменная терраса р. Кафирниган, на меже хлопкового поля, 25 VI 1973, № 3816, Н. П.

---

[3] В справочнике (ХЧЦР, 1969) приведено хромосомное число 2n=42 с ошибочной ссылкой на эту работу.

[4] Для этого образца нами первоначально было ошибочно указано число хромосом 2n=28, вошедшее в монографию «Злаки СССР» (Цвелев, 1976).

(2n=14, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Петрова, 1968; Чопанов, Юрцев, 1973).

Vulpia persica (Boiss. et Buhse) Krecz. et Bobr.

2n=42. Туркменская ССР: 1) Кара-Калинский р-н, 3 км от сел. Дузлы-Депе, ущелье Джарчи, щебнистый склон, 16 V 1972, № 3535, Н. П.; 2) Бадхыз, горы Гязгядык, к Ю от ущелья Нардаванлы, песчаник, 17 V 1976, № 4518 (906), В. Бочанцев.

(2n=42 — Чопанов, Юрцев, 1973).

* *Vulpia hirtiglumis* Boiss. et Hausskn.

2n=42. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Ильичевский р-н, окр. сел. Юхары-Дашарг, галечник р. Арпа-чай, 24 VIII 1975, № 4185, Н. П.

Vulpia megalura (Nutt.) Rydb. (*Festuca megalura* Nutt.).

2n=42. Приморский край, г. Владивосток, у ж.-д. станции Первая Речка, на запасных путях, 21 IX 1974, № 3975, Н. П.

(2n=42, 63 — ХЧЦР, 1969).

Scleropoa rigida (L.) Griseb.

2n=14. Азербайджанская ССР, окр. г. Баку, в р-не пос. Патамдарт, на обочине дороги, 6 VI 1972, № 3583, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Cutandia memphitica (Spreng.) Richt.

2n=14. Узбекская ССР, центральная часть пустыни Кызыл-Кум, стационар Института пустынь, на песках среди кустарников, 3 IV 1974, № 82, А. С.; Узбекская ССР: 1) Кара-Калпакская АССР, 50 км к В от г. Турткуль, западная часть пустыни Кызыл-Кум, на песках, 3 VI 1973, № 3820, Н. П.; 2) 3 км к С от пос. Тахта-Купыр, песчаная пустыня, 8 VI 1973, № 3819, Н. П.

(2n=14 — ХЧЦР, 1969).

Catabrosa aquatica (L.) Beauv. ssp. *aquatica.*

2n=20. Ленинградская обл., Ораниенбаумский р-н, окр. с. Глядино, лесная дорога, в понижении, 26 VI 1976, № 4344, Н. П.; Украинская ССР, З.окраина г. Киева, у пос. Беличи, берег пруда, 22 VII 1976, № 4389, Н. П.

(2n=20 — Соколовская, Пробатова, 1975, 1977а).

Puccinellia distans (Jacq.) Parl. ssp. *distans.*

2n=42. Ленинградская обл., Гатчинский р-н, пос. Выра, обочина дороги, 8 VII 1976, № 4364, Н. П.; Московская обл., г. Воскресенск, берег Москва-реки, 27 VII 1975, № 4069, Н. П.; Украинская ССР, З окраина г. Киева, обочина Житомирского шоссе, 22 VII 1976, № 4388, Н. П.

(2n=14, 28, 42 — ХЧЦР, 1969; 2n=42 — Соколовская, Пробатова, 1975, 1977б).

Sclerochloa dura (L.) Beauv.

2n=14. Туркменская ССР: 1) Кара-Калинский р-н, 8 км к С от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, на утоптанных скотом участках, 26 IV 1972, № 3460, Н. П.; 2) там же, 23 V 1972, № 3551, Н. П.

(2n=14 — Авдулов, 1928).

Echinaria capitata (L.) Desf.

2n=18. Туркменская ССР: 1) Кара-Калинский р-н, 8 км к С от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, глинистый склон, 26 IV 1972, № 3459, Н. П.; 2) там же, щебнистый склон, 23 V 1972, № 3550, Н. П.; 3) берег р. Субмар, в окр. сел. Дузлы-Депе, 6 V 1972, № 3503, Н. П.; 4) ущелье Джарчи в окр. сел. Дузлы-Депе, надпойменная терраса р. Джарчи, 16V 1972, № 3531, Н. П.

(2n=18 — ХЧЦР, 1969).

Melica altissima L.

2n=18. Алтай, Ойротия, Катунские белки, перевал Казиниха, выс. 2150 м над ур. м., берег р. Катунь, 21 VIII 1937, № 196, А. С.

(2n=18 — ХЧЦР, 1969).

Melica ciliata L. s. l.

ssp. *monticola* (Prokud.) Tzvel.

2n=18. Украинская ССР, Крымская обл., Ай-Петринская яйла, на каменистых обнажениях, 13 VIII 1974, № 3956, В. Федяева.

(2n=18 — Петрова, 1968).

ssp. *taurica* (C. Koch) Tzvel.

2n=18. Армянская ССР: 1) граница Ехегнадзорского и Мартунинского р-нов, Варденисский хребет, выс. 2350 м над ур. м., каменистая степь, 26 VIII 1975, № 4229, Н. П.; 2) Красносельский р-н, песчаный берег оз. Севан, в 10 км от сел. Артаниш, кустарниковые заросли, 27 VIII 1975, № 4230, Н. П.

(2n=18 — Матвеева, Тихонова, в ХЧЦР, 1969).

Melica jacquemontii Decne s. l.

ssp. *hohenackeri* (Boiss.) Bor.

2n=18. Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, 6 км к В от сел. Дузлы-Депе, скалы в ущелье Джарчи, 16 V 1972, № 3528, Н. П.

(2n=18 — Чопанов, Юрцев, 1973).

ssp. *jacquemontii.*

2n=18. Туркменская ССР, Кара-Калинский р-н, 8 км к С от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, в русле пересыхающего ручья, 23 V 1972, № 3549, Н. П.

(2n=18 — Podlech, Dieterle, 1969).

Melica persica Kunth ssp. *persica.*

2n=18. Туркменская ССР: 1) 8 км к С от сел. Дузлы-Депе, ущелье Йылгынлы, щебнистое русло сухого ручья, 29 IV 1972, № 3478, Н. П.; 2) скалистый склон у сел. Дузлы-Депе, 12 V 1972, № 3512, Н. П.

(2n=18 — Чопанов, Юрцев, 1973).

Achnatherum confusum (Litv.) Tzvel.

2n=24. Якутская АССР, 10 км к ЮЗ от г. Якутска, близ горы Чучур-Муран, опушка леса, 12 VIII 1973, № 3822, Н. П.

(2n=24 — Соколовская, Пробатова, 1977б).

Achnatherum sibiricum (L.) Keng

2n=24. Алтай, Ойротия, Катунские белки, перевал Казиниха, выс. 2150 м над ур. м., по долине р. Катунь против Аргута, 21 VIII 1937, № 193, А. С.

(2n=24 — ХЧЦР, 1969; 2n=22, 23 — Měsíček, Soják, 1972).

* *Achnatherum caragana* (Trin.) Nevski.

2n=24. Северо-Осетинская АССР, окр. сел. Унал, долина р. Ардон, сухой галечник, 3 VIII 1975, № 4099, Н. П.; Дагестанская АССР, окр. пос. Ахты, полынная полупустыня с гармалой, 12 VIII 1975, № 4127, Н. П.

Ptilagrostis mongholica (Turcz. ex Trin.) Griseb. ssp. *mongholica.*

2n=22. Алтай, Ойротия, Курайская степь, перевал Табожек, выс. 2500 м над ур. м., влажный луг у ручья, 31 VII 1937, № 100, А. С.

(2n=22 — Крогулевич, 1971).

* *Stipa krylovii* Roshev. (*S. decipiens* P. Smirn.).

2n=44. Якутская АССР, 10 км к ЮЗ от г. Якутска, склон горы Чучур-Муран, типчаково-ковыльная степь, 30 VII 1973, № 3767, Н. П.

Stipa capillata L.

2n=44. Алтай, Ойротия, Катунские белки, перевал Казиниха, выс. 2150 м над ур. м., по р. Катунь, 21 VIII 1937, № 197, А. С.

(2n=44 — ХЧЦР, 1969).

Stipa orientalis Trin.

2n=44. Восточный Памир, стационар Ак-Байтал, выс. 3800 м над ур. м., долина р. Чечекты, 22 VIII 1936, № 147, А. С.[5]

* *Stipa arabica* Trin. et Rupr. ssp. *caspia* (C. Koch) Tzvel.

2n=44. Туркменская ССР: 1) Кара-Калинский р-н, 8 км к С от сел. Дузлы-Депе, скалы в ущелье Йылгынлы, 26 IV 1972, № 3462,

---

[5] Для этого образца ранее было ошибочно указано 2n=36 (Соколовская и Стрелкова, 1939).

Н. П.; 2) 3 км от сел. Дузлы-Депе, ущелье Джарчи, щебнистый склон, 16 V 1972, № 3533, Н. П.

* *Stipa caucasica* Schmahl. ssp. *desertorum* (Roshev.) Tzvel.

2n=44. Алтай, Ойротия, Чуйская степь, пос. Кош-Агач, выс. 1835 м над ур. м., ковыльная степь, 25 VIII 1937, № 44, А. С.[6]

* *Stipa aktauensis* Roshev.

2n=44. Узбекская ССР, Бухарская обл., окр. пос. Тамды, горы Актау, на дне ущелья, 26 V 1973, № 3715, Н. П.

Piptatherum virescens (Trin.) Boiss. (*Oryzopsis virescens* (Trin.) G. Beck).

2n=24. Чечено-Ингушская АССР, окр. г. Грозный, лесистый склон, 7 VIII 1975, № 4103, Н. П.; Азербайджанская ССР, окр. г. Кусары, дубово-грабовый лес, 14 VIII 1975, № 4133, Н. П.

(2n=24 — ХЧЦР, 1969).

* *Piptatherum songaricum* (Trin. et Rupr.) Roshev. ex E. Nikit. ssp. *songaricum.*

2n=24. Узбекская ССР, Бухарская обл., окр. пос. Тамды, горы Актау, в ущелье, 26 V 1973, № 3711, Н. П.

* *Piptatherum vicarium* (Grig.) Roshev. ex E. Nikit.

2n=24. Таджикская ССР, 60 км к С от г. Душанбе, бассейн р. Варзоб, окр. пос. Ходжа-Оби-Гарм, выс. 2600 м над ур. м., плато Руидашт, щебнистая осыпь, 18 VI 1973, № 3865, Н. П.[7]

Asthenatherum forskalii (Vahl) Nevski (*Danthonia forskalii* (Vahl) R. Br.).

2n=24. Узбекская ССР, Кара-Калпакская АССР, западная часть пустыни Кызыл-Кум, 50 км к В от г. Турткуль, на песках, 2 VI 1973, № 3723, Н. П.

(2n=24 — de Wet, 1954).

Schismus arabicus Nees.

2n=12. Узбекская ССР: 1) Кара-Калпакская АССР, 50 км к В от от г. Турткуль, на песках западной части пустыни Кызыл-Кум, 3 VI 1973, № 3821, Н. П.; 2) 15 км к СЗ от пос. Тахта-Купыр, песчаная пустыня, 9 VI 1973, № 3825, Н. П.

(2n=12 — ХЧЦР, 1969).

Aristida adscensionis L. ssp. *heymannii* (Regel) Tzvel.

2n=22. Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, Ильичевский р-н, окр. сел. Юхары-Дашарг, галечник р. Арпа-чай, 24 VIII 1975, № 4214, Н. П.

(2n=22 — ХЧЦР, 1969).

* *Aeluropus pungens* (Bieb.) C. Koch.

2n=20. Узбекская ССР, Кара-Калпакская АССР, западная часть пустыни Кызыл-Кум, 3 км к С от пос. Тахта-Купыр, у озера, 8 VI 1973, № 3727, Н. П.; Туркменская ССР, окр. г. Небит-Даг, берег соленого озера, 26 V 1972, № 3536, Н. П.

2n=40. Туркменская ССР, 15 км к З от г. Кара-Кала, сырой луг, 20 V 1972, № 3537, Н. П.

Eragrostis pilosa (L.) Beauv. ssp. *pilosa.*

2n=40. Западный Памир, окр. г. Хорог, по арыкам в долине р. Сучана, 1 VIII 1936, № 100, А. С.[8]

(2n=40, 60 — ХЧЦР, 1969).

Eragrostis minor Host (*E. poaeoides* Beauv.).

2n=40. Дагестанская АССР: 1) Буйнакский р-н, окр. ж-д. станции Кумтор-Кала, на насыпи, 13 VII 1975, № 4048, Н. П.; 2) аул Харахи, выс. 1200 м над ур. м., обочина дороги, 8 VIII 1975, № 4130, Н. П.; Армянская ССР, окр. г. Дилижан, обочина дороги, 27 VIII 1975, № 4148, Н. П.; Западный Памир, окр. г. Хорог, у пос. Дашта по ручью, 24 VII 1936, № 69, А. С.

---

[6] Этот образец было ошибочно определен как *Stipa glareosa* (Соколовская и Стрелкова, 1948).

[7] Здесь иногда просчитывается также 2n=26.

[8] Для этого образца ранее было ошибочно указано 2n=35 (Соколовская, Стрелкова, 1939).

(2n=20 — Гузик, 1973, цит. по: Цвелев, 1976).

Crypsis schoenoides (L.) Lam.

2n=36. Дагестанская АССР, окр. г. Дербента близ ж.-д. станции Араблинская, на обочине дороги, 12 VIII 1975, № 4124, Н. П.; Таджикская ССР, г. Душанбе, на пустыре, 22 VI 1973, № 3731, Н. П.

(2n=32, 36 — ХЧЦР, 1969).

Tragus racemosus (L.) All.

2n=40. Дагестанская АССР: 1) окр. г. Махачкала, приморские дюны, 11 VIII 1975, № 4123, Н. П.; 2) Буйнакский р-н, окр. ж.-д. станции Кумтор-Кала, на насыпи, 13 VII 1975, № 4047, Н. П.; 3) Ботлихский р-н, у сел. Муни, берег р. Андийская Койсу, глинистая отмель, 8 VIII 1975, № 4110, Н. П.; 4) аул Харахи, выс. 1200 м над ур. м. на обочине дороги, 8 VIII 1975, № 4111, Н. П.

(2n=40 — ХЧЦР, 1969).

Небольшая триба *Brachypodieae* с двумя родами — *Brachypodium* Beauv. и *Trachynia* Link — считается наиболее примитивной среди фестукоидных злаков (Цвелев, 1968), в особенности по строению колосков. В то же время видам этих родов свойственны относительно мелкие хромосомы, что является признаком высокой специализации. Несмотря на довольно многочисленные исследования *Brachypodieae* (ХЧЦР, 1969), вопрос о стабильности числа хромосом внутри вида и в особенности об основном числе хромосом x остается до сих пор далеко не ясным. Исследования последнего времени выявили различные основные числа хромосом в пределах некоторых видов *Brachypodium* и у *Trachynia distachya*. Так, С. Кожухаров с соавторами (Kožucharov et al., 1974) приводят для *B. sylvaticum*, считавшегося долгое время кариологически константным 18-хромосомным видом, целый ряд хромосомных чисел различной кратности: 2n=18, 28, 42+2 и 56. *B. sylvaticum* s. l. характеризуется значительным внешним полиморфизмом. Исследованные нами 18-хромосомные растения ssp. *sylvaticum* из Талыша (№№ 3559, 3560) имели, в частности, очень слабо выраженное опушение стеблевых узлов, влагалищ и пластинок листьев, а также — цветковых чешуй. Для *B. pinnatum*, где было известно только число хромосом 2n=28, те же авторы приводят ряд чисел различной кратности: 2n=14, 16 и 28. Мы впервые установили у ssp. *pinnatum* также число хромосом 2n=20. Таким образом, в пределах *B. sylvaticum* s. l. существуют по крайней мере два основных числа хромосом x=7 и 9, а у *B. pinnatum* s. l. x=5, 7 и 8. Отсюда становятся более понятными кариологические данные, полученные нами для более высокоспециализированного однолетнего рода *Trachynia*: у *T. distachya* 2n=10, 28 и 30. Все эти три числа хромосом уже были известны ранее для *T. distachya*, из них наибольшему сомнению подвергалось 2n=28. Чаще всего у *T. distachya* устанавливалось число хромосом 2n=30 (ряд авторов в ХЧЦР, 1969; Fernandes, Queiros, 1969), также 2n=10 (Roux, 1957; Петрова, 1968; Kožuharov et al., 1974); реже всего приводилось 2n=28 (Mimeur, 1950; Kliphuis, Wieffering, 1972). Мы считаем, что все три числа хромосом у *T. distachya* вполне достоверны и что для этого вида подобно выше упоминавшимся видам *Brachypodium* характерны различные основные числа хромосом 5 и 7. Основное число 7 нами, следуя многим авторам, принимается за первичное для злаков: так, например, обе близкие к *Brachypodieae* крупные трибы *Triticeae* и *Bromeae* характеризуются исключительно основным числом 7. В то же время не исключено, что в случае с *Trachynia distachya* исходным основным числом хромосом является не 7, а 5, и 2n=28 возникло впоследствии в результате преобразования 30-хромосомного (гексаплоидного) кариотипа, выразившегося в редукции одной пары хромосом. Кариотип *T. distachya* отличается своеобразием; он рассматривается как асимметричный и специализированный (Авдулов, 1931; Kožuharov et al., 1974). Диплоидная (10-хромосомная) раса *T. distachya* встречается, по нашим данным, на Кавказе, а по литературным данным — также в Крыму, на Черноморском побережье Болгарии и в южной Франции (близ Монпелье, по: Roux, 1957). 28-хромосомная раса *T. distachya*, как и 30-хромосомная, распространены, по-видимому, более широко: так, первая из них была выявлена в Португалии, южной Франции (побережье близ Ниццы, по: Kliphuis, Wieffering, 1972), а также нами в Средней Азии (Копетдаг). *T. distachya* — относительно маловариабельный вид. В настоящее время мы не смогли установить достоверные морфологические различия между тремя хромосомными расами, которые дали возможность различать их в качестве внутривидовых таксономических единиц. Как сообщает Кожухаров с соавторами, у разных цитотипов *Brachypodium* морфологические различия также не были обнаружены. Мы тем не менее предполагаем, что в будущем такие различия между расами *T. distachya* с разными основными числами хромосом скорее всего будут установлены. В процессе выращивания растений *T. distachya* в условиях теплицы с целью исследования числа хромосом мы могли заметить, что 28-хромосомная раса является более жизнеспособной по сравнению с 10-хромосомной расой (растения образуют более мощные «кусты» с большим количеством побегов и колосков, лучше переносят пересадку и деление «куста» и т. п.). Случай различных основных чисел хромосом внутри вида, неизменно считавшегося монотипным, уже отмечен нами среди злаков у *Milium vernale* Bieb. из трибы *Aveneae* (Соколовская, Пробатова, 1976б). Хромосомные числа 2n=10, 14 и 18 (при x=5, 7 и 9) были выявлены в разных частях ареала вида. Позднее было установлено, что эти числа хромосом соответствовали разным подвидам, различавшимся особенностями колосков, метелок, а также распространением (Пробатова, 1977). Оба вида — *M. vernale* s. l. и *T. distachya* — древнесредиземноморские эфемеры с почти совпадающими современными ареалами.

Из всех исследованных подвидов *Hordeum brevisubulatum* s. l. наиболее полиморфным в кариологическом отношении неожиданно оказался ssp. *turkestanicum*: в его ареале нами были выявлены хромосомные числа 2n=14, 28 и 42. У образца ssp. *turkestanicum* № 3744 с Гиссарского хребта (2n=28) узлы стеблей и пластинки листьев с обеих сторон голые, так что в этом отношении растения являются переходными к ssp. *brevisubulatum*, для которого характерно тетраплоидное число хромосом. *H. brevisubulatum* ssp. *turkestanicum* считается довольно полиморфным подвидом; он распространен преимущественно в горах Средней и Центральной Азии, а также на южном Алтае и в западных Гималаях (Цвелев, 1976). В то же время для очень полиморфного кавказско-переднеазиатского подвида ssp. *violaceum* нам известно лишь диплоидное число хромосом 2n=14. Это свидетельствует прежде всего о наибольшей древности кавказского подвида. В роде *Hordeum* для одного и того же подвида различные числа хромосом не характерны. Ввиду установленной нами кариологической гетерогенности популяций, относившихся к ssp. *turkestanicum*, необходимо дальнейшее изучение этого подвида на протяжении его ареала. Возможно, что в районе исследования представлены все три подвида *H. brevisubulatum* s. l.

Три вида древнесредиземноморского рода *Apera* Adans. показали в наших исследованиях диплоидное число хромосом 2n=14. Впервые изучен *A. intermedia* Hack., который встречается в СССР только в Закавказье, а за его пределами — в Иране и Турции. Дифференциация рода *Apera*, очевидно, проходила на диплоидном уровне.

Из 7 видов рода *Vulpia* C. C. Gmel., представленных во флоре СССР (Цвелев, 1976), нами исследованы 5 видов: четыре из них — гексаплоиды (2n=42) и лишь *V. ciliata* — тетраплоид (2n=28). Для *V. myuros* ранее указывались хромосомные числа 2n=14 и 42 (см. ХЧЦР, 1969). На этом основании Н. П. Авдулов (1931, с. 236) считал, что в пределах *V. myuros* «во всяком случае несомненно присутствует полиплоидный ряд». Такое представление, очевидно, ошибочно: у видов *Vulpia* числа хромосом вполне константны. Не исключено, что 2n=14, указывавшееся для *V. myuros*, в действительности относится к *Nardurus*. с диплоидными видами которого виды *Vulpia* нередко произрастают совместно и внешне довольно сходны. Хромосомное число у *V. hirtiglumis* нами исследовано впервые, а *V. megalura* впервые изучена на территории СССР, где она является редким заносным растением. Таким образом, большинство видов *Vulpia* флоры СССР — гексаплоиды. Изученные нами виды относятся к секции *Vulpia*, все виды которой полиплоиды; представители этой секции широко распространены повсеместно в ареале рода или встречаются только в восточной и северной его частях — в значительном удалении от западной части Средиземноморья, которая считается центром происхождения рода (Cotton, Stace, 1976).

Крупный и широко распространенный на земном шаре род *Melica* L. замечателен очень необычным для фестукоидных злаков основным числом хромосом x=9, а также полным отсутствием полиплоидии, все виды *Melica* — диплоиды (2n=18), хромосомы крупные. Кариотипы видов *Melica* однообразны также в отношении размеров и морфологии хромосом (Stebbins, Löve, 1941; Boyle, 1945). *M. altissima*, а также изученные нами ранее *M. turczaninoviana* Ohwi и *M. nutans* L. (Соколовская, Пробатова, 1976а, 1977б) принадлежат к относительно более примитивной типовой секции *Melica*, остальные виды — к секции *Dalycum*, наиболее продвинутой в эволюционном отношении (Цвелев, 1973). Считается, что более всех близок к *Melica* род *Schizachne*; однако у этого рода, как и у других родов трибы *Meliceae* (*Glyceria*, *Pleuropogon*), основное число хромосом равно 10. Основное число 9 является производным и встречается очень редко у фестукоидных злаков: кроме *Melica*, оно характерно для рода *Echinaria*, а также отмечено у некоторых видов из родов *Milium* и *Brachypodium*, однако все эти роды не связаны между собою близким родством.

В трибе *Stipeae* относительно слабо специализированным и наиболее примитивным считается род *Achnatherum* Beauv. (Цвелев, 1972); у некоторых его видов, как считают, сохранилось первичное основное число хромосом 7 (ХЧЦР, 1969). Однако другая часть видов рода (как и все исследованные нами виды *Achnatherum*), а также виды рода *Piptatherum* Beauv. характеризуются числом хромосом 2n=24 при x, по-видимому, равном 6. Существует также предположение о том, что у этих видов x=12 (Авдулов, 1933; Stebbins, Löve, 1941). Основное число хромосом 6 принято считать производным от 7. Самый крупный род трибы — *Stipa* L., как и род *Ptilagrostis* Griseb., характеризуется еще более специализированным кариотипом с основным числом 11. Это число встречается крайне редко в семействе злаков (Авдулов, 1933); кроме указанных родов трибы *Stipeae*, оно известно также у рода *Aristida*. Для рода *Stipa* известно также x=17; предполагается, что все числа хромосом у *Stipa* являются производными 11- и 6-хромосомных рядов (Stebbins, Löve, 1941). В отличие от диплоидного (2n=22) рода *Ptilagrostis* очень многие (и все изученные нами) виды рода *Stipa* флоры СССР — тетраплоиды (2n=44), а диплоиды в этом роде неизвестны. Среди наших видов особый интерес представляет впервые исследованный *S. aktauensis*, эндемичный вид пустыни Кызыл-Кум.

Мы считаем, что *Achnatherum sibiricum* (*Stipa sibirica* (L.) Lam.) и *A. confusum* (*S. confusa* Litv.), преимущественно сибирские виды, а также дальневосточный *A. extremiorientale* (Hara) Keng, часто включавшиеся в состав рода *Stipa*, по совокупности признаков более близки к видам рода *Achnatherum*. Об этом же свидетельствует и хромосомное число 2n=24, установленное нами у всех трех этих видов (Соколовская, Пробатова, 1977б).

Случай уменьшения основного числа хромосом от 7 до 6 отмечается нами в роде *Trisetum* Pers. (подобно родам *Trisetaria* Forsk. и *Phalaris* L.), причем у *Trisetum* различные основные числа хромосом (6 и 7) наблюдаются уже в пределах типовой секции *Trisetum*. Примером являются *T. sibiricum* (2n=14, x=7) и *T. flavescens* (2n=24, x=6), долгое время слабо различавшиеся систематиками (Скворцов, 1960). Между тем у этих видов существуют, как мы установили, глубокие различия кариотипов. *T. sibiricum* ssp. *sibiricum* исследован близ западной границы своего ареала.

Единственный в нашей флоре вид рода *Asthenatherum* Nevski — *A. forskalii* — однолетний обитатель песчаных пустынь, на территории

СССР исследован впервые. Подтверждено известное ранее для этого вида число хромосом 2n=24. Предполагается, что *A. forskalii* — диплоид с основным числом хромосом 12, подобно арундоидным злакам (Цвелев, 1976). Однако в роде *Schismus* Beauv. из той же трибы *Danthonieae* основное число хромосом равно 6 (например, 2n=12 у *S. arabicus*). Во всяком случае род *Asthenatherum* существенно отличается от рода *Danthonia* DC., где основное число хромосом равно 9 (Соколовская, 1963).

В роде *Aeluropus* Trin., виды которого распространены на берегах соленых водоемов в аридной зоне Средиземноморья и Южной Азии, нами впервые установлено число хромосом 2n=40. У восточносредиземноморского вида *A. pungens* были выявлены две хромосомные расы: 2n=20 и 40. Для рода *Aeluropus*, таким образом, подтверждается тенденция к разнообразию чисел хромосом внутри вида, что скорее всего отражает проявление эволюционной дивергенции. Две хромосомные расы *A. pungens* морфологически не обособлены. Изученные образцы №№ 3536 и 3537 имели недоразвитые колоски. Для *A. pungens* предполагается гибридное происхождение: *A. littoralis* s. l. × *lagopodioides* s. l. (Цвелев, 1976). У *A. littoralis* (Gouan.) Parl. в литературе отмечены три хромосомные расы с 2n=20, 30 и 60 (ХЧЦР, 1969; Матевосян, 1975). Как сообщает А. К. Матевосян, две расы *A. littoralis* ssp. *littoralis* из Армении различались фенотипически и по своим биологическим свойствам: 60-хромосомная (гексаплоидная) раса отличалась от диплоидной (2n=20) значительно более высокой энергией вегетативного размножения и жизнеспособностью. Вполне вероятно, что в пределах *A. littoralis* также существует 40-хромосомная раса подобно *A. pungens*. В свою очередь у *A. pungens* не исключено нахождение и 60-хромосомной расы. Так, хромосомное число 2n=60, указанное у Н. П. Авдулова (1933) для «среднеазиатского образца *A. littoralis*», возможно, относится к *A. pungens*. К сожалению, виды этого весьма своеобразного рода все еще остаются слабо изученными в кариологическом отношении.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1928). Систематическая кариология семейства *Gramineae*. Дневник Всесоюзн. съезда ботаников (1928), 1. — Авдулов Н. П. (1931). Кариосистематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Прилож. 44. — Авдулов Н. П. (1933). Дополнительные кариологические данные к систематике злаков. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., сер. II. — Крогулевич Р. С. (1971). Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск. — Матевосян А. К. (1975). Материалы к кариологии прибрежницы *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl. Биол. ж. Армении, 28, 6. — Петрова О. А. (1968). Хромосомное число вида в связи с условиями произрастания (на материале некоторых злаков флоры УССР). Автореф. канд. дис. Киев. — Пробатова Н. С. (1977). К систематике рода *Milium*. Нов. сист. высш. раст., 14. — Скворцов А. К. (1960). О двух редких злаках среднерусской флоры. Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 2. — Соколовская А. П. (1963). Географическое распространение полиплоидных видов растений. (Исследование флоры полуострова Камчатка). Вестн. ЛГУ, 15. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. I. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1976а). Хромосомные числа злаков Сахалина и Курильских островов. Бот. ж., 61, 3. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1976б). К кариологической характеристике родов *Milium* L. и *Holcus* L. (*Poaceae*). Бот. ж., 61, 7. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977а). О наименьшем числе хромосом (2n=4) у *Colpodium versicolor* (Stev.) Woronow (*Poaceae*). Бот. ж., 62, 2. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977б). Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*) южной части советского Дальнего Востока. Бот. ж., 62, 8. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1977в). К кариологическому изучению рода вейник *Calamagrostis* Adans. в СССР (*Poaceae*). Бот. ж., 62, 9. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1939). Географическое распространение полиплоидов. I. Исследование растительности Памира. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 9, 35. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1948). Географическое распространение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. Уч. зап. ЛГПИ им. Герцена, 66. Л. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. ж., 53, 3. — Цвелев Н. Н. (1972). Новые таксоны злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 9. — Цвелев Н. Н. (1973). Заметки о злаках флоры СССР, 7. Нов. сист. высш. раст., 10. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки

СССР. — Чопанов П., В. Н. Юрцев. (1973). Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. Бот. ж., 58, 2. — Чопанов П., В. Н. Юрцев. (1976). Хромосомные числа некоторых злаков Туркмении. II. Бот. ж., 61, 9. — Boyle W. S. (1945). A cyto-taxonomic study of the North American species of *Melica*. Madroño, 8. — Church G. (1949). A cytotaxonomic study of *Glyceria* and *Puccinellia*. Amer. J. Bot., 36, 2. — Cotton R., C. A. Stace. (1976). Taxonomy of the genus *Vulpia* (*Gramineae*). 1. Chromosome numbers and geographical distribution of the old world species. Genetica (Ned.), 46, 2. — Fernandes A., M. Queiros. (1969). Contribution à la connaissance cytotaxinomique des Spermatophyta du Portugal. 1. *Gramineae*. Bol. Soc. Broteriana, 43, ser. 2A. — Kliphuis E., J. H. Wieffering. (1972). Chromosome numbers of some Angiosperms from the South of France. Acta Bot. Neerl., 21, 6. — Kožuharov S., A. Petrova, M. Stoeva. (1974). Chromosomal variation in the *Brachypodium* genus in Bulgaria with regard to its evolution and taxonomy. Genetica Polonica, 15, 1—2. — Löve A., D. Löve. (1944). Cyto-taxonomical studies on boreal plants. III. Some new chromosome unmbers of Scandinavian plants. Arkiv Bot., 31 A, 12. — Měsíček J., J. Soják. (1972). Chromosome studies in Mongolian plants. Preslia, 44. — Mimeur G. (1950). Contribution au catalogue chromosomique des Graminées prairiales. Bull. Mus. Nat. Hist. nat. (Paris), 22, sér. 2, 1. — Podlech D., A. Dieterle. (1969). Chromosomenstudien an afghanischen Pflanzen. Candollea, 24, 2. — Roux J. (1957). Notes caryosystématiques. II. *Brachypodium distachyum* (P. B.) Roem. et Schult. Naturalia Monspeliensia, sér. bot., 9. — Stebbins G. L., R. Löve. (1941). A cytological study of California forage grasses. Amer. J. Bot., 28, 5. — Wet J. M. J., de. (1954). The genus *Danthonia* in grass phylogeny. Amer. J. Bot., 41, 3.

Ленинградский государственный
университет,
Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 20 XII 1977.

SUMMARY

Chromosome numbers (2n) are reported for 56 species and subspesies of grasses from different regions of the U. S. S. R., 10 of them studied for the first time. The data obtained are discussed in connection with the systematic position and directions of evolution of investigated taxa.

УДК 005+576.3 : 582.52/.59 (571.651.8)

В. В. Петровский, П. Г. Жукова

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ОБЗОР ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

V. V. PETROVSKY, P. G. ZHUKOVA. A CYTOTAXONOMICAL SURVEY OF THE MONOCOTYLEDONS OF WRANGEL ISLAND

Обзор охватывает все виды однодольных растений о. Врангеля. Приводятся данные о хромосомных числах 90 видов (цитируются 132 исследованных образца, собранных на о. Врангеля). Сообщаются литературные и собственные данные о числах хромосом у обсуждаемых таксонов в других районах Арктики. Для многих видов злаков даются таксономические комментарии.

Цитотаксономическое изучение отдельных групп растений и целых флористических комплексов в последние годы все больше расширяется. С накоплением цитотаксономических данных по растениям отдельных регионов или по таксономическим группам возникает необходимость в систематизации и обобщении таких материалов. Вышедший двадцать лет назад обзор флоры цветковых растений Гренландии (Jörgensen et al., 1958) был одним из первых опытов цитотаксономического исследования региональных флор Арктической области. И по сей день эта работа остается во многих отношениях пионерным исследованием. В последнее десятилетие в Арктике особенно интенсивно изучались флоры северо-запада Америки и северо-востока Азии. За этот период накоплена большая цитотаксономическая информация для флор территорий, располагающихся по обе стороны Берингова пролива (Жукова, 1965а, б, 1966, 1967, 1968, 1969; Юрцев, Жукова, 1968, 1971, 1972, 1978; Жукова, Тихонова, 1971, 1973; Жукова, Петровский, 1971, 1972, 1975, 1976, 1977; Коробков, 1972; Жукова и др., 1973, 1977; Moor, Calder, 1964; Packer, 1964; Johnson, Packer, 1968; Mulligan, Porsild, 1969; Packer, McPherson, 1974).

Целью настоящей работы является обобщение полученных нами в разное время материалов по флоре о. Врангеля; при этом для сравнения мы использовали многочисленные данные по флорам смежных районов Арктики. Особенно ценные сравнительные материалы были собраны за последние годы в разных районах Чукотки группой сотрудников Лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН). Многочисленные цитологические препараты и гербарные образцы чукотских растений во многих случаях значительно облегчили идентификацию материала с о. Врангеля.

Цитологический материал (кончики корней) был собран на острове в течение нескольких сезонов; фиксации проводили: в 1964, 1969, 1971 гг. — В. В. Петровский, в 1965 и 1970 гг. — П. Г. Жукова и В. В. Петровский. Кроме того, для определения хромосомных чисел использовались семена, взятые с гербарных образцов, собранных авторами и другими коллекторами на острове в 1966—1968 гг.

Бóльшая часть определений чисел хромосом у растений о. Врангеля была опубликована в серии сообщений (Жукова, 1965б, 1966, 1967, 1968, 1969; Жукова, Петровский, 1971, 1972; Жукова и др., 1973; Коробков, 1972), но значительное количество данных до сих пор не опубликовано, поскольку они относятся к критическим таксонам, статус которых до последнего времени оставался (а в ряде случаев и остается) неясным. В процессе систематической обработки гербарных коллекций были уточнены определения некоторых образцов, ранг ряда таксонов приведен в соответствие с современной номенклатурой (только в тех случаях, когда это совпадает с точкой зрения авторов). Все это отражено в комментариях к списку видов.

Во флоре о. Врангеля насчитывается 90 видов однодольных растений (Петровский, 1978). Из их числа для 73 таксонов имеются кариологические данные, полученные на местном материале (образцы с о. Врангеля). Для остальных 17 видов числа хромосом определены на растениях из других районов Чукотки. Всего было исследовано 132 образца с о. Врангеля, причем в многократной повторности изучались прежде всего критические таксоны, среди которых особенно многочисленными оказались представители родов *Calamagrostis*, *Festuca* и *Deschampsia*. Гербарные образцы исследованных растений и постоянные цитологические препараты хранятся в БИНе (LE).

В данной работе основное внимание мы уделили таксономическим аспектам, но в то же время большое значение придавали освещению цитологической специфики таксонов островной флоры. Метафазные пластинки для некоторых видов показаны на рисунке.

Gramineae

1. *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult. $2n=56$ (№ 65-268 — Жукова, 1967).

2. *H. pauciflora* R. Br. — $2n=28$ (№ 65-243 — Жукова, 1967).

3. *Alopecurus alpinus* Sm. — $2n\approx120$ (Д 71-44 — Жукова и др., 1973). В фиксированном материале нам не удалось сделать точный подсчет числа хромосом у этого вида. Изучение метафазных пластинок выявило ситуацию, уже описанную ранее (Flovik, 1938; Jörgensen et al., 1958). На острове отмечены две расы *A. alpinus*. Полученные нами данные относятся к var. *borealis* (Trin.) Kryl., обычной на арктических островах. Приморская раса вида с более узкими листьями и мелкими соцветиями, встречающаяся по берегам лагун, кариологически не исследовалась.

4. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal — $2n=28$ (№ 65-256 — Жукова, 1967). Этот полиморфный вид, нередко рассматриваемый в качестве разновидности *A. latifolia*, как выяснилось, отличается от последнего и числом хромосом. Серия определений, проведенных у растений этих двух видов в разных районах Чукотки, подтвердила стабильность хромосомных чисел у обоих таксонов (Жукова, 1967, 1969; Жукова, Тихонова, 1971, 1973; Жукова, Петровский, 1976).

5. *A. latifolia* (R. Br.) Griseb. — $2n=56$ (№ 65-223 — Жукова, 1967). Значительное морфологическое сходство этого вида с предыдущим, как и сходство их кариотипов, позволило предположить, что *A. latifolia* является прямым производным *A. arundinacea*, его аутополиплоидной расой, циркумполярно расселившейся в Арктике. На острове эти два вида, как правило, не растут вместе. *A. arundinacea* обычен на дренированных теплых склонах и аллювиях в центре острова, *A. latifolia* обилен в сырых и влажных тундрах, преимущественно по периферии острова.

6. *Agrostis vinealis* Schreb. ssp. *kudoi* (Honda) Tzvel. (*A. trinii* auct. non Turcz.). У островных растений этого вида хромосомное число не определялось. Наши исследования чукотских материковых популяций данного таксона [1] выявили у них $2n=28$ (Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1975, 1976); такое же число хромосом для данного таксона неоднократно приво-

---

[1] Обсуждаемый таксон фигурирует в цитируемых ниже работах под названием *A. trinii*; согласно новым данным *A. trinii* отсутствует в северо-восточной Азии (Цвелев, 1976).

дилось другими авторами в книге «Хромосомные числа цветковых растений» (1969); в дальнейшем: ХЧЦР.

7. *Calamagrostis holmii* Lange. Под этим наименованием в «Арктической флоре СССР» (1964, вып. 2) объединен весьма многообразный комплекс рас, отличающихся морфологически, экологически, а нередко и цитологически. Островная популяция *C. holmii* также очень полиморфна. При кариологическом исследовании растений о. Врангеля первоначально мы приняли широкую трактовку комплекса *C. holmii*. Дальнейшее изучение материала побудило нас применить более дифференцированный подход, в результате чего к *C. holmii* s. str. была отнесена раса, имеющая наибольшее сходство с типовой формой и распространенная преимущественно в более теплых районах острова — южном и центральном. У растений этого типа было найдено только одно хромосомное число — 2n=28 (№ 69-110 — Жукова, Петровский, 1971; № 70-301 — Жукова, Петровский, 1972). Такое же число неоднократно определялось у образцов *C. holmii* s. str. с материковой Чукотки (Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1976).

Образец № 70-304, имеющий 2n=28 и ранее определенный нами как *C. holmii* (см.: Жукова, Петровский, 1971), при узкой трактовке последнего таксона отнесен к близкородственному виду *C. kolymaensis* (см. ниже № 9).

Растения с числом хромосом 2n=42, ранее определявшиеся нами как *C. holmii*, отличаются от типичной формы этого вида более плотными, интенсивно фиолетовоокрашенными колосковыми чешуями, очень постепенно суженными и часто несущими шипики не только на киле. Кроме того, у них имеется весьма интенсивное опушение верхней стороны листовой пластинки и более длинные язычки стеблевых листьев. Растения такого типа, как выяснилось, практически неотличимы от *C. groenlandica* (Schrank) Kunth — вида, который чаще рассматривают как северную расу *C. neglecta* [=*C. neglecta* ssp. *groenlandica* (Schrank) Matuczk.].

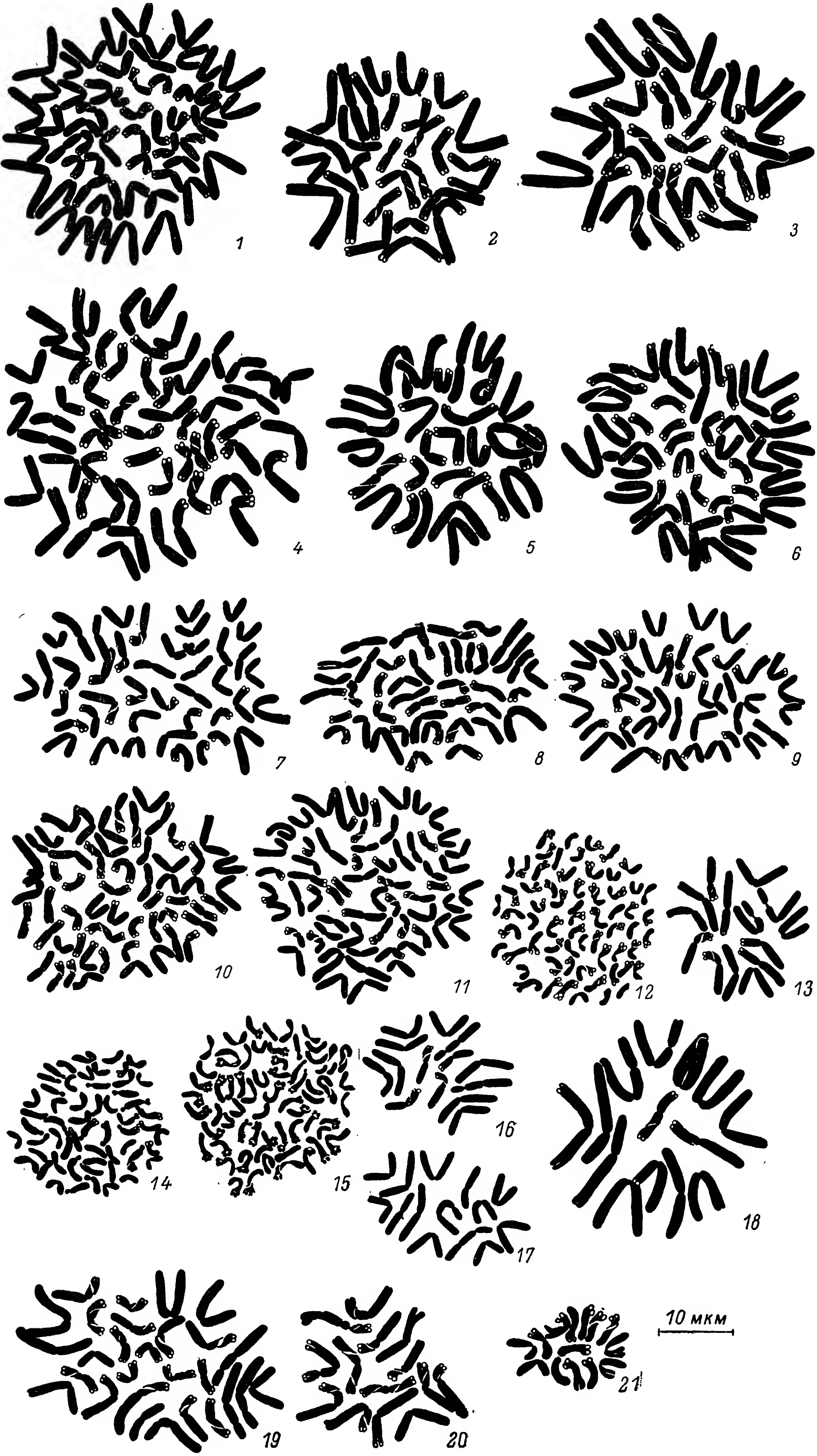
8. *C. groenlandica* (Schrank) Kunth — 2n=42 (№ 65-259 — Жукова, 1967, под названием *C. holmii*; №№ 70-130, 70-131, 70-140 — Жукова, Петровский, 1972, под названием *C. kolmii*). От островных растений *C. holmii* перечисленные выше образцы *C. groenlandica* отличаются, помимо упоминавшихся выше признаков, более крупными общими размерами и прежде всего величиной колосков, метелок и верхних листьев на генеративных побегах. У образцов *C. groenlandica* из Гренландии дважды было определено 2n=28 (Böcher, Larsen, 1950; Jörgensen et al., 1958). Такое же число приводится для растений со Шпицбергена (Flovik, 1938). Однако на Аляске у этого вида найдено 2n=42 (Johnson, Packer, 1968) и, по-видимому, такое же число хромосом имеют растения из арктической Канады (Hedberg, 1967). Недавно у *C. groenlandica* обнаружено и 2n=84 (Пробатова, в кн.: Цвелев, 1976).

9. *C. kolymaensis* Kom. — 2n=28 (№ 70-304 — Жукова, Петровский, 1972, под названием *C. holmii* Lange). Обсуждая образец № 70-304 в указанной выше работе, мы обращали внимание на его заметное сходство с *C. kolymaensis*. Тщательное сравнение исследованных растений с имеющимися гербарными материалами позволило установить несомненную принадлежность нашего образца к расе комплекса *C. holmii*, которую в свое время В. Л. Комаров описал в качестве самостоятельного вида *C. kolymaensis*. Нам удалось провести кариологическое исследование образ-

---

Метафазные пластинки.

1 — *Hierochloë alpina* (Liljebl.) Roem. et Schult. — 2n=56; *2* — *H. pauciflora* R. Br., 2n=28; *3* — *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal, 2n=28; *4* — *A. latifolia* (R. Br.) Griseb., 2n=56; *5* — *Calamagrostis holmii* Lange 2n=28; *6* — *C. groenlandica* (Schrank) Kunth, 2n=42; *7* — *Poa abbreviata* R. Br., 2n=42; *8* — *P. abbreviata* ssp. *jordalii* (A. E. Porsild) Hult., 2n=42; *9* — *P. glauca* Vahl, 2n=42; *10* — *P. glauca*, 2n=56; *11* — *P. glauca* var. *bryophila* (Trin.) Tzvel., 2n=63; *12* — *P. hartzii* Gand., 2n=63; *13* — *P. pseudoabbreviata* Roshev., 2n=14; *14* — *P. vrangelica* Tzvel., 2n=56; *15* — *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss., 2n=63; *16* — *Puccinellia wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel. ssp. *colpodioides* (Tzvel.) Tzvel., 2n=14; *17* — *P. tenella* (Lange) Holmb., 2n=14; *18* — *Festuca auriculata* Drob., 2n=14; *19* — *F. hyperborea* Holmen, 2n=28; *20* — *F. brevissima* Jurtz., 2n=14; *21* — *F. lenensis* Drob., 2n=14.


10 мкм

цов *C. kolymaensis* из района низовий р. Колымы, откуда этот таксон был описан (ср.: Жукова, Петровская, 1975). У одного растения было 2n=28, у другого, собранного рядом, — 2n=42. 42-Хромосомный образец морфологически оказался более близок к автентичным экземплярам *C. kolymaensis*, собранным в этом же районе. 28-Хромосомное растение из-за своих более коротко заостренных колосковых чешуй несколько ближе к *C. holmii*. Как специфическая раса, присущая литоралям Восточно-Сибирского и Чукотского морей, *C. kolymaensis* из-за своей экологической обособленности и вполне определенного ареала может рассматриваться в ранге самостоятельного вида или по крайней мере подвида в составе более широко распространенного *C. holmii*. Изученный образец с о. Врангеля собран в прибрежной полосе, и экология его также вполне соответствует представлению о *C. kolymaensis*.

10. *C. purpurascens* R. Br. — 2n=42 (№ 70-303 — Жукова, Петровский, 1972).

11—15. *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. aggr. Этот вид представлен на острове очень многочисленными и чрезвычайно полиморфными популяциями, которые предварительно были отнесены нами к пяти близкородственным таксонам — *D. borealis*, *D. brevifolia*, *D. glauca*, *D. komarovii*, *D. sukatschewii*. Наиболее обычен и широко распространен на острове тип растений, соответствующий *D. borealis* (Trautv.) Roshev. в трактовке авторов «Флоры СССР» (1934, т. 2) и «Арктической флоры СССР» (1964, вып. 2). В то же время огромную массу растений составляют формы, промежуточные между *D. borealis* и остальными четырьмя таксонами. К сожалению, числа хромосом были определены только у двух из пяти таксонов. Объяснить наличие большого количества переходных форм процессами гибридизации без проведения тщательного кариологического анализа этого видового комплекса было бы неправомерно.

Мы принимаем предложенную недавно таксономическую трактовку *Deschampsia* (Цвелев, 1976) и, следуя ей, рассматриваем упомянутые выше таксоны.

11. *D. caespitosa* (L.) Beauv. ssp. *borealis* (Trautv.) A. et D. Löve [=*D. borealis* (Trautv.) Roshev.] — 2n=52 (№ 65-110 — Жукова, 1967; № 70-135 — Жукова, Петровский, 1972); 2n=42 (№№ 70-71, 70-187, 70-190 и 70-191 в цитированной выше работе 1972 г.).

Во всех известных нам литературных источниках для *D. borealis* приводятся только два хромосомных числа — 2n=26 и 2n=28 (ХЧЦР, 1969; Соколовская, Пробатова, 1975; Цвелев, 1976). Второе число 2n=28 было в одном случае определено и нами (Жукова, 1965а), но этот подсчет был сделан на проростках семян, собранных на Восточной Чукотке без гербаризации растений, и вполне возможно, что данное определение относится к другому таксону или к специфической расе *D. borealis*. Среди большого числа исследованных нами растений комплекса *D. caespitosa* s. l. на о. Врангеля ни разу не было отмечено 2n=26 у образцов, которые хотя бы с натяжкой можно было отнести к ssp. *borealis*. На Чукотке в бассейне р. Куэквунь (пос. Полярный) были собраны образцы *D. borealis*, по морфологии совершенно неотличимые от растений с о. Врангеля; у них оказалось 2n=52 (№ 66-184 — Жукова, 1967). Имея возможность сравнить большую серию исследованных образцов, принадлежащих к *D. caespitosa* s. l., мы нашли, что все без исключения 42- и 52-хромосомные растения отличаются от большинства 26-хромосомных широкими, жесткими листовыми влагалищами, образующими компактную дерновину, и сравнительно короткими, прямыми, жесткими, сильно отклоненными от стебля, нередко желобчато свернутыми листовыми пластинками. По всем перечисленным признакам растения с 2n=42 и 2n=52 гораздо ближе к типовым экземплярам *D. borealis*, чем к любому из 26-хромосомных чукотских растений, относимых к *D. caespitosa* s. l.

12. *D. caespitosa* ssp. *glauca* (Hartm.) Hartm. (=*D. glauca* Hartm.). У островных растений число хромосом не установлено. На Западной Чукотке у этого вида было найдено 2n=48—50 (Жукова, Тихонова, 1973)

и 2n=52 (Жукова, Петровский, 1976). Однако на востоке Чукотского п-ова трижды отмечены растения *D. glauca* с 2n=26 (Юрцев, Жукова, 1978), причем эти образцы по облику очень сходны с растениями островной популяции. В книге А. и Д. Лёве (A. Löve, D. Löve, 1975) дана ошибочная ссылка на работу П. Г. Жуковой (1967), где якобы для *D. glauca* приводится 2n=52. В действительности в этой работе число 2n=52 дважды показывается для *D. borealis* (№№ 65-110 и 66-184).

13. *D. caespitosa* ssp. *brevifolia* (R. Br.) Tzvel. (=*D. brevifolia* R. Br.). На острове у растений этого подвида число хромосом не подсчитывалось. У гренландских образцов *D. brevifolia* неоднократно определялось 2n=26 (Holmen, 1952; Jörgensen et al., 1958).

14. *D. caespitosa* ssp. *paramuschirensis* (Honda) Tzvel. var. *komarovii* (V. Vassil.) Tzvel. (=*D. komarovii* V. Vassil.) — 2n=42 (№ 71-234 — Жукова и др., 1973). От всех других рас и форм *D. caespitosa* s. l., встречающихся на острове, эта разновидность отличается узкими, нитевидными мягкими листьями и очень тонкими извилистыми веточками метелки. На востоке Чукотского п-ва у растений *D. komarovii* были определены числа хромосом 2n=26 и 2n=38 (Юрцев, Жукова, 1978).

15. *D. caespitosa* ssp. *orientalis* Hult. [=*D. sukatschewii* (Popl.) Roshev.]. У островных растений число хромосом не установлено. В разных районах Чукотки у этого вида неоднократно определялось 2n=26 (Жукова, 1967; Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1977; Юрцев, Жукова, 1978), а в одном случае — 2n=42+1B (Жукова, Петровский, 1976). В арктической Якутии обнаружены образцы этого подвида с 2n=52 (Жукова и др., 1977). На большую вариабельность форм, относимых к ssp. *orientalis*, указывает Н. Н. Цвелев (1976). По-видимому, отражением этого многообразия являются и разные числа хромосом в различных географических популяциях. На острове преобладают формы, наиболее близкие по морфологии к восточно-чукотским популяциям подвида.

16. *Trisetum spicatum* (L.) Richt. — 2n=28 (№№ 64-12, 64-12a — Жукова, 1965б; № 70-162 — Жукова, Петровский, 1972). Этот вид представлен на острове двумя хорошо различимыми морфологическими расами, имеющими одинаковое число хромосом. Исследованные нами образцы №№ 64-12, 64-12a относятся к типической форме вида.

Образец № 70-162 составляют растения с компактной овальной метелкой, имеющие заметное сходство с центральноазиатской расой *T. spicatum*, описанной Хультеном (Hultén, 1959) под названием *T. spicatum* ssp. *mongolicum*. Растения такого типа довольно обычны в западной части острова. От собранных в Монголии образцов *T. spicatum* ssp. *mongolicum* наши растения отличаются более интенсивным опушением генеративных побегов, меньшими размерами колосков и извилистыми остями. Весь комплекс признаков этой островной расы послужил основанием для выделения ее в качестве подвида *T. spicatum*. **Trisetum spicatum** (L.) Richt. ssp. **wrangelense** Petrovsky, ssp. nov. — A subspecie typica — ssp. *spicatum* paniculis brevioribus et densioribus et pubescentia longiore facile distinguitur, a subspecie proxima — ssp. *mongolicum* Hult. spiculis minoribus, apistis flexuosis, caulium et foliorum pubescentia longiore et densiore differt.

Typus: Insula Wrangelii, systema fl. Gussinaja, tundra schistosa in declivio meridiem verso exposito, 21 VII 1970, n° 70-162, P. Zhukova, V. Petrovsky (LE, cum 1 isotypo).

17. *Koeleria asiatica* Domin. — 2n=28 (№ 65-165 — Жукова, 1967).

18. *Pleuropogon sabinii* R. Br. У островных растений число хромосом определить не удалось. На Чукотке у этого вида были отмечены два числа: 2n=40 (Жукова, 1969; Жукова, Петровский, 1976) и 2n=42 (Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1977; Юрцев, Жукова, 1978). Аналогичные числа у *P. sabinii* найдены и в арктической Америке (Holmen, 1952; Jörgensen et al., 1958; Bowden, 1960; Löve, Ritchie, 1966; Mosquin, Hayley, 1966).

19. *Poa abbreviata* R. Br. — 2n=42 (№ 65-166 — Жукова, 1968; № 71-364 — Жукова и др., 1973). Сейчас твердо установлено, что этот вид

имеет только одно хромосомное число 2n=42. Как выяснилось, числа хромосом, приводимые для *P. abbreviata* Фловиком (Flovik, 1938), в действительности относятся к *P. arctica* (Jörgensen et al., 1958). Точно так же данные о хромосомных числах *P. abbreviata*, приводившиеся отечественными авторами (Соколовская, 1955; Соколовская и Стрелкова, 1970), относятся к другим таксонам рода (Соколовская, Пробатова, 1975).

20. *P. abbreviata* ssp. *jordalii* (A. E. Porsild) Hult. (=*P. jordalii* A. E. Porsild) — 2n=42 (№ 70-101 — Жукова, Петровский, 1972). Кариотип *P. jordalii* практически не отличается от кариотипа *P. abbreviata*. Таким образом, кариологические данные говорят в пользу концепции, трактующей оба названных таксона в качестве подвидов *P. abbreviata*.

21. *P. pratensis* L. ssp. *alpigena* (Blytt) Hilt. [=*P. alpigena* (Blytt) Lind.] — 2n=56 (№ 64-139 — Жукова, 1965б).

22. *P. pratensis* ssp. *colpodea* (Th. Fries) Tzvel. [=*P. alpigena* var. *colpodea* (Th. Fries) Scholand.]. У островных растений число хромосом не определено. На Чукотке у этой вивипарной расы несколько раз было найдено 2n=56 (Жукова, 1967; Жукова, Петровский, 1976) и только однажды — 2n=42 (Жукова, Петровский, 1976). Образец № 65-281, имеющий 2n=56 и ранее определявшийся нами как *P. alpigena* var. *colpodea* (Жукова, 1968), впоследствии был переопределен Цвелевым и отнесен к другому вивипарному виду — *Poa vrangelica* Tzvel. (см. ниже № 31).

23. *P. arctica* R. Br. — 2n=56 (№ 70-147 — Жукова, Петровский, 1972); 2n=70 (№ 65-158 — Жукова, 1968); 2n=70—74 (№ 65-193 — Жукова, 1968). Общеизвестно, что под названием *P. arctica* объединяется чрезвычайно полиморфный комплекс форм, неоднородных и в кариологическом отношении. Островная популяция *P. arctica* также очень полиморфна. На острове имеет место морфологическая дифференциация экологических рас. Кариологическую дифференциацию, коррелирующую с какими-либо экологическими или морфологическими особенностями островных растений *P. arctica*, пока установить не удалось.

24. *P. tolmatchewii* Roshev. [=*P. arctica* ssp. *caespitans* (Simm.) Nannf.] — 2n=70 (№ 65-150 — Жукова, 1968, под названием *P. arctica* s. l.). Этот таксон очень близкий к *P. arctica*, вероятно, имеет и другие хромосомные расы на острове. Во всяком случае на Чукотке у *P. tolmatchewii* выявлены расы с 2n=42 и 2n $>$ 60. Ранее нами было опубликовано число хромосом для *P. tolmatchewii* var. *stricta* 2n=56 (Жукова, Петровский, 1971), однако определенные таким образом вивипарные растения в действительности относятся не к *P. tolmatchewii*, а к *P. vrangelica* Tzvel. (см. ниже). Цитируемые А. и Д. Лёве (A. Löve, D. Löve, 1975) данные для *P. tolmatchewii* с 2n=56 со ссылкой на наши работы (Жукова, 1968; 1969; Жукова, Петровский, 1972) следует рассматривать как недоразумение. Наши определения, упомянутые А. и Д. Лёве, приводились и относятся исключительно к *P. arctica* s. str. (см. наши работы). Создается впечатление, что авторы «Атласа» механически отнесли все определения с 2n=56 к *P. tolmatchewii*, а все случаи с более высокими хромосомными числами — к *P. arctica* R. Br. s. str. (см.: A. Löve, D. Löve, 1975, p. 47).

25. *P. glauca* Vahl. — 2n=42 (№ 65-170 — Жукова, 1968); 2n=56 (№ 64-128 — Жукова, 1965б, №№ 71-42, 71-365 — Жукова и др., 1973). Оба хромосомных числа относятся к типичной форме вида, которая может быть обозначена как *P. glauca* ssp. *glauca* var. *glauca*. Как известно, агрегатный вид *P. glauca* объединяет целую серию форм, морфологически довольно легко отличимых и нередко рассматриваемых в ранге самостоятельных видов. На о. Врангеля популяции *P. glauca* также чрезвычайно полиморфны. 42- и 56-хромосомные растения внешне не отличаются друг от друга. Их метафазные пластинки также сходны по морфологии хромосом. Хромосомы метацентрические и субметацентрические, от 2—2.5 до 3.5 мкм длины.

Кроме типичной формы *P. glauca*, на острове повсеместно встречаются еще две расы, часто трактуемые в качестве автономных видов: *P. anadyrica* Roshev. и *P. bryophila* Trin.

25а. *P. glauca* ssp. *glauca* var. *anadyrica* (Roshev.) Tzvel. У островных растений число хромосом не определено. На Чукотке растения этой разновидности имеют 2n=62 (Жукова, 1968), 2n > 60 (Жукова, Петровский, 1976), 2n=48 (Жукова, Тихонова, 1973) и 2n=56 (Жукова, Петровский, 1973). Судя по подсчитанным хромосомным числам, у этой разновидности широко развита апомиктическая репродукция.

25б. *P. glauca* ssp. *glauca* var. *bryophila* (Trin.) Tzvel. — 2n=63 (№ 64-101 — Жукова, 1965б). Образец этой разновидности также оказался апомиктом.

На Чукотке апомиктические расы неоднократно отмечались и у типичной разновидности *P. glauca* (Жукова, 1968; Жукова и др., 1973; Жукова, Петровский, 1975). Все эти факты еще раз подтверждают кариологическую неоднородность комплекса *P. glauca* s. l.

26. *P. hartzii* Gand. — 2n=63 (№ 70-185 — Жукова, Петровский, 1972). У гренландских растений этого вида было найдено 2n=63—70 (Holmen, 1952) и 2n=70 (Jörgensen et al., 1958).

27. *P. lanata* Scribn. et Merr. У островных растений этого вида число хромосом не определялось. На востоке Чукотского п-ова у *P. lanata* установлено 2n=42 и 2n=80 (Юрцев, Жукова, 1978).

28. *P. malacantha* Kom. (=*P. komarovii* Roshev. — Жукова, 1965) — 2n=70 (№ 65-167. — Жукова, 1968; № 70-152 — Жукова и Петровский, 1972), 2n > 70 (№ 65-111 — Жукова, 1965б). Судя по количеству хромосомных рас и морфологическому разнообразию растений, относимых к *P. malacantha*, этот вид представляет сложный комплекс, объединяющий морфологически сходные, но кариологически отличающиеся формы. У чукотских растений *P. malacantha* нами были выявлены расы с 2n=42, 2n=56, 2n=62, 2n=63, 2n=70 и 2n > 70 (Жукова, 1968, 1969; Жукова, Тихонова, 1971; Жукова, Петровский, 1972, 1975, 1976; Жукова и др., 1973).

29. *P. leptocoma* Trin. ssp. *paucispicula* (Scribn. et Merr.) Tzvel. (=*P. paucispicula* Scribn. et Merr.) 2n=42 (№ 69-66 — Жукова, Петровский, 1971). У этого вида неоднократно обнаруживалось число 2n=42 (Жукова, 1967, 1968; Жукова, Тихонова, 1973), и вполне вероятно, что оно единственное. Первое опубликованное определение хромосомного числа у *P. paucispicula* было проведено на корнях проростков семян (Жукова, 1965а). Поскольку семена были собраны дугими коллекторами (а не авторами) без полагающейся гербаризации, принадлежность исследованных семян к *P. paucispicula* остается под вопросом (Жукова, 1967), и авторы не склонны относить это число (2n=28) к обсуждаемому виду.

30. *P. pseudoabbreviata* Roshev. (=*P. brachyanthera* Hult.) — 2n=14 (№№ 64-120, 64-121 — Жукова, 1965б). Такое же число хромосом имеют растения с Чукотки (Жукова, 1967) и Аляски (Johnson, Packer, 1968).

31. *P. vrangelica* Tzvel. (=*P. tolmatchewii* Roshev. var. *stricta* auct. — Жукова, Петровский, 1971). — 2n=56 (№№ 65-281, 69-130 — Жукова, Петровский, 1971). Эндемичный для острова вид мятлика, представленный исключительно вивипарными растениями. По многим признакам этот таксон напоминает *P. hartzii* Gand., ранее он определялся авторами как вивипарная разновидность *P. tolmatchewii* Roshev., но ныне установлена его видовая самостоятельность (Цвелев, 1974).

32. *Dupontia fisheri* R. Br. — 2n=84 (№ 65-267 — Жукова, 1969). По-видимому, наше определение — единственный случай, когда у этого вида выявлен хромосомный набор, кратный основному числу (x=7) без дополнительных хромосом. А. и Д. Лёве (A. Löve, D. Löve, 1975) рассматривают каждую хромосомную расу *Dupontia* в качестве самостоятельного вида: *D. psilosantha* — 2n=42—44; D. *pelligera* Rupr. — 2n=88 и *D. fisheri* — 2n=132. Цвелев (1976) считает названные таксоны подвидами широко трактуемой *D. fisheri*. В этой связи следует подчерк-

нуть, что исследованный нами образец относится к типической расе *D. fisheri* s. str. и ничем не отличается от изотипа вида, хранящегося в гербарии БИН (LE). Таким образом, можно считать установленным, что этот таксон имеет две хромосомных расы и, следовательно, число хромосом в данном случае не может служить диагностическим признаком для разделения *D. fisheri* s. str. и *D. pelligera*. Вообще эти два таксона столь мало отличаются друг от друга, что, на наш взгляд, более естественно было бы их рассматривать в качестве вариаций одного вида *D. fisheri* R. Br., как это в свое время предложил Траутфеттер (Trautvetter, 1888).

33. *D. psilosantha* Rupr. — 2n=42 (№ 65-245 — Жукова, 1966). Для этого вида в арктической Америке известно 2n=44 (Jörgensen et al., 1958; Löve, Ritchie, 1966; A. Löve, D. Löve, 1975). В советской Арктике пока известны только растения с 2n=42 (Соколовская, Стрелкова, 1960; Жукова, 1966; Юрцев, Жукова, 1978).

34. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss. — 2n=42 (№ 71-232 — Жукова и др., 1973), 2n=63 (№ 70-142 — Жукова, Петровский, 1972). Наряду с расой, имеющей хромосомное число 2n=42, нами была обнаружена популяция с 2n=63. К сожалению, 63-хромосомные растения не имели цветков, но очень вероятно, что эта раса репродуцируется апомиктически.

35. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. — 2n=28 (№ 65-159— Жукова, 1966; № 70-121 — Жукова, Петровский, 1972).

36. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. — 2n=42 (№№ 64-130, 64-140 — Жукова, 1965б; № 69-94 — Жукова, Петровский, 1971; №№ 70-218 — Жукова, Петровский, 1972). У растений этого вида, обнаруживающих на острове значительный полиморфизм, не отмечено других хромосомных чисел, кроме 2n=42.

37. *P. wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel. ssp. *colpodioides* (Tzvel.) Tzvel. (=*P. colpodioides* Tzvel.) — 2n=14 (№№ 64-114, 64-124 — Жукова, 1965; № 71-363 — Жукова и др., 1973). До недавнего времени этот таксон считался эндемиком о. Врангеля, пока не был обнаружен на северо-востоке Чукотского п-ова (Юрцев и др., 1975). Растения *P. colpodioides* Б. Н. Городков (1958) отождествлял с *Colpodium wrightii*, и дальнейшее изучение восточночукотских популяций *Puccinellia wrightii* (Scribn. et Merr.) Tzvel., действительно, подтвердило близкое родство *P. colpodioides* и *P. wrightii*. Наличие многочисленных растений, иллюстрирующих постепенность перехода между этими двумя таксонами, дали основание для их объединения (Цвелев, 1973), и таким образом островные растения должны относиться к северной расе вида, именуемой *P. wrightii* ssp. *colpodioides* (Tzvel.) Tzvel. Кариологические данные не противоречат такой концепции. Как известно, чукотские растения *P. wrightii* также имеют 2n=14 (Жукова, 1969; Жукова, Петровский, 1976; Юрцев, Жукова, 1978). Кариотипы изученных чукотских образцов *P. wrightii* и цитированных выше образцов *P. colpodioides* очень сходны. Все семь пар хромосом метацентрические или субметацентрические, длина от 3 до 4.2 мкм. Хромосомы одной пары имеют на одном плече вторичную перетяжку. Эта перетяжка отмечается на каждой метафазной пластинке и соответствующая пара хромосом всегда заметно выделяется среди остальных.

38. *P. phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. — 2n=28 (№ 65-235 — Жукова, 1967). Островные растения вида относятся к типической форме вида *P. phryganodes* ssp. *phryganodes*, именуемой Сёренсеном «берингийским типом» вида (Sörensen, 1953).

39. *P. tenella* (Lange) Halmb. — 2n=14 (№№ 70-192, 70-194 — Жукова, Петровский, 1972). Этот таксон в зарубежной ботанической литературе чаще именуется *P. langeana* (Berl.) Th. Sörns., несмотря на приоритет эпитета Ланге и комбинации Холмберга. Для *P. langeana* также известно число 2n=14 (Jörgensen et al., 1958). Исследованные нами образцы относятся к типичной расе вида *P. tenella* ssp. *tenella*. Кариотип *P. tenella*

сходен с кариотипами *P. colpodioides* и *P. wrightii*. Все хромосомы метацентрические или субметацентрические, длина от 3 до 4.5 мкм.

40. *Festuca auriculata* Drob. — 2n=14 (№№ 70-110, 70-302 — Жукова, Петровский, 1971; №№ 69-117; 69-51—Жукова, Петровский, 1971, под названием *F. kolymensis*). Такое же число хромосом у этого вида определялось в Якутии (Соколовская, Стрелкова, 1960; Жукова и др., 1973) и на Чукотке (Жукова, Тихонова, 1971, 1973). К. Холмен (Holmen, 1964), описавший растения *F. auriculata* под названием *F. ovina* ssp. *alaskana*, также неоднократно определял у них 2n=14.

41. *F. baffinensis* Polunin — 2n=28 (№ 64-142 — Жукова, 1965а; №№ 65-164, 65-273 — Жукова, Петровский, 1971). Вид, хорошо отличимый от всех других 28-хромосомных овсяниц на острове благодаря интенсивному опушению генеративного побега. В других частях ареала вида (ХЧЦР, 1969), в частности на Чукотке (Жукова, Тихонова, 1973) и на Аляске (Johnson, Packer, 1968), у *F. baffinensis* также установлено 2n=28.

42. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. f. (=*F. brevifolia* R. Br.) — 2n=42 (№№ 64-100, 64-113 — Жукова, 1965б; № 70-197 — Жукова, Петровский, 1972; № 69-98).

Под названием *F. brachyphylla* на северо-востоке СССР в настоящее время объединяется сложный комплекс форм и рас, довольно трудно различимых в природе. Островная популяция этого вида также весьма полиморфна и включает в себя по крайней мере несколько экологических рас. В начальной стадии изучения к *F. brachyphylla* нами были отнесены 42-хромосомные растения, значительно отличавшиеся от типичной формы сизоватой окраской листьев и генеративных побегов, плотной дерновиной и короткой немногоцветковой метелкой (№№ 70-33, 70-70, 70-177, 70-195, 70-196, 70-202 — Жукова, Петровский, 1972). Дальнейшие исследования показали, что эти образцы имеют несомненное и значительное сходство с собранными на острове 28-хромосомными растениями, определенными нами как *F. hyperborea* Holmen. Сравнение наших 28-хромосомных растений и перечисленных выше 42-хромосомных образцов с автентичными экземплярами *F. hyperborea* из Гренландии (№ 6042, Heilprin Land, Brønlund, Fjord, 12 VIII 1948, K. Holmen) показало большое сходство обеих кариологических рас с гренландским материалом. Таким образом, была выявлена кариологическая дифференциация у *F. hyperborea* (см. ниже). Нами был исследован довольно значительный материал (более 20 образцов) из чукотских популяций *F. brachyphylla* и во всех случаях было определено 2n=42 (Жукова, Тихонова, 1973; Жукова, Петровский, 1975; Юрцев, Жукова, 1978). Растения *F. brachyphylla* на Чукотке, так же как и на о. Врангеля, весьма сильно варьируют по многим морфологическим признакам. В частности, на северо-востоке Чукотского п-ова отмечена раса с очень мелкими колосками, совершенно аналогичная растениям *F. brachyphylla*, преобладающим в восточной части о. Врангеля. Вообще же на большей части острова *F. brachyphylla* является гораздо более редким растением, нежели *F. hyperborea*. Этот последний вид в заметном обилии отмечается почти во всех типах щебнистых тундр, тогда как *F. brachyphylla* тяготеет к защищенным местообитаниям с более сомкнутым растительным покровом — днищам долин, склонам ложбин, берегам водотоков и местам снежных забоев. Но иногда оба вида произрастают вместе. Необходимость тщательного цитотаксономического изучения *F. brachyphylla* s. l. совершенно очевидна. Не исключено, что в этом комплексе, кроме *F. hyperborea*, имеются и другие тетраплоидные расы, о чем в свое время писали исследователи гренландской флоры (Jörgensen et al., 1958).

43. *F. hyperborea* Holmen — 2n=28 (№70-198—Жукова, Петровский, 1972; 71-359 — Жукова и др., 1973; № 65-164в); 2n=42 (№№ 70-33, 70-70, 70-177, 70-195, 70-196, 70-202 — Жукова, Петровский, 1972 под названием *F. brachyphylla* Schult.).

Этот вид овсяницы А. К. Скворцовым (1964) отождествлен с *F. brachyphylla*. До недавнего времени *F. hyperborea* не была известна в советской

Арктике. Исследования последних лет на Чукотке и о. Врангеля дали возможность наблюдать этот вид непосредственно в природе.

Целая серия исследованных нами образцов *F. hyperborea* первоначально была отнесена нами к широко трактуемому таксону *F. brachyphylla* Schult. (см. выше), тем более что изученные растения имели число хромосом 2n=42, обычное для *F. brachyphylla*. Однако дальнейшее тщательное изучение материала привело нас к заключению, что эти растения по всем признакам представляют типичную *F. hyperborea*. Никаких макроморфологических различий у хромосомных рас с 2n=28 и с 2n=42 до сих пор не обнаружено.

44. *F. brevissima* Jurtz. — 2n=14 (№№ 65-275, 70-28 — Юрцев, Жукова, 1972). Согласно неоднократным определениям, число хромосом у чукотских растений этого вида равно 2n=14 (Юрцев, Жукова, 1972). Такое же хромосомное число имеют камчатские образцы *F. brevissima* (Пробатова, личное сообщение).

45. *F. lenensis* Drob. (=*F. kolymensis* auct. — 2n=14 (№ 70-225 — Жукова, Петровский, 1972, под названием *F. kolymensis* Drob.). Таксономический статус этого вида до сих пор остается неясным. А. К. Скворцов (1964) рассматривает *F. lenensis* и *F. kolymensis* в качестве синонимических названий и сохраняет за таксоном более раннее название *F. kolymensis*. Следуя этому автору, изученный нами образец № 70-225 мы относили к широко трактуемой *F. kolymensis*. В недавней обработке овсяниц СССР Цвелев (1972, 1976) сохранил за *F. lenensis* и *F. kolymensis* ранг самостоятельных видов. На о. Врангеля встречаются растения, которые могут быть отнесены к *F. kolymensis* s. str., но гораздо чаще отмечаются формы, соответствующие описанию *F. lenensis*. К числу последних относится и цитируемый нами образец № 70-225, у которого листовые пластинки имеют хорошо развитые тяжи склеренхимы, 7 сосудистых пучков, 3 ребра и многочисленные трихомы на внутренней стороне.

46. *F. rubra* L. (incl. *F. cryophila* Krecz. et Bobr.) — 2n=42 (№№ 69-97, 70-229, 70-230, 71-360 — Жукова, Петровский, 1971, 1972; Жукова и др., 1973); 2n=56 (№ 64-03 — Жукова, Петровский, 1971); 2n=63 (№ 70-170 — Жукова и др., 1973). Согласно последним обработкам рода *Festuca* (Цвелев, 1972, 1976), все исследованные нами островные растения *F. rubra* должны быть отнесены к арктическому подвиду ssp. *arctica* (Hack.) Govor. Как уже указывалось, островная популяция *F. rubra* очень полиморфна. У растений сильно варьируют характер опушения, форма и размеры цветковых чешуй, ширина листьев, форма метелки и т. д. Однако ни один из этих признаков не коррелирует с числом хромосом. 56- и 63-хромосомные растения на острове заметно отличаются по облику от 42-хромосомных прежде всего более крупными листьями, метелками и мохнатоволосистым опушением цветковых чешуй, но, как было отмечено ранее (Жукова, Петровский, 1971), точно таким же комплексом признаков обладают гексаплоидные растения в материковых районах Чукотки. Только специальные цитотаксономические исследования смогут пролить свет на природу кариологической дифференциации в комплексе *F. rubra*.

47. *F. vivipara* L. — 2n=56 (№ 70-370 — Жукова и др., 1973). Исследованный нами образец ничем не отличается от тетраплоидного экземпляра *F. vivipara* № 67-175 k, собранного на Восточной Чукотке, и внешне очень сходен с 49-хромосомными растениями таймырской популяции *F. vivipara*. Таймырские образцы отличаются лишь более заметным развитием склеренхимных тяжей в листьях. Образец № 65-280, имеющий 2n=28 и ранее определявшийся нами как *F. vivipara* L. s. l., после тщательного изучения отнесен нами к другому таксону (см. ниже).

48. *F. prolifera* (Piper) Fern. — 2n=28 (№ 65-280 — Жукова, Петровский, 1971, под названием *F. vivipara* L.). Изученное нами растение более всего соответствует описанию североамериканской *F. prolifera*, произрастающей на востоке Канады (Porsild, 1966). Образец представляет собой отделенную (при гербаризации) часть рыхлокорневищного растения с многочисленными подземными побегами и красноватыми влагали-

щами листьев, он во многом напоминает *F. rubra*. Генеративные побеги короткие — не более 10 см — с немногочисленными вивипарными колосками. Растение было собрано на речном аллювии. Многие авторы характеризуют *F. prolifera* как корневищное растение, имеющее определенное сходство с *F. rubra*. В этой связи кажется совершенно необоснованным отнесение А. и Д. Лёве (A. Löve, D. Löve, 1975) исследованного нами плотнодерновинного таймырского образца *F. vivipara* с 2n=49 (Жукова и др., 1973) к *F. prolifera*. И совсем не оправдано отнесение теми же авторами к *F. prolifera* подробно описанного нами (Жукова, Петровский, 1972) невивипарного образца *F. rubra* № 70-170 с 2n=63. Думается, что тщательное кариологическое и таксономическое изучение *F. vivipara* и *F. prolifera* сможет пролить свет на систематику этих таксонов.

49. *Bromus pumpellianus* Scribn. [=*Zerna pumpelliana* (Scribn). Tzvel.]. — 2n=56 (№ 65-174 — Жукова, 1967; №№ 70-210, 70-301б — Жукова, Петровский, 1972). Чаще всего у этого вида отмечается 2n=56, хотя на Чукотке были обнаружены растения *B. pumpellianus* с 2n=28 (Жукова, 1967) и 2n=84 (Юрцев, Жукова, 1978). Островная популяция *B. pumpellianus* не отличается особым полиморфизмом, тогда как на Чукотке вариабельность этого вида таксона сразу привлекает внимание.

50. *B. arcticus* Shear [=*Zerna arctica* (Schear) Tzvel.] — у островных растений число хромосом неизвестно. В других районах у этого вида найдено 2n=28 (Жукова, Петровский, 1975, 1976) и 2n=42 (Соколовская, Пробатова, см.: Цвелев, 1976; Жукова, Петровский, 1977).

51. *Elymus kronokensis* (Kom.) Tzvel. ssp. *subalpinus* (L. Neum.) Tzvel. [=*Roegneria borealis* (Turcz.) Nevski]. Опубликованные нами данные для этого таксона (Жукова, Петровский, 1971) в действительности относятся к слабоопушенной разновидности *E. sajanensis* ssp. *villosus* (см. ниже). Цитированный образец № 69-59 отличается от большинства островных растений, относимых к *E. sajanensis* ssp. *villosus*, обычно имеющих интенсивное опушение, и имеет определенное сходство с *E. alascanus* (Scribn. et Merr.) A. Löve.

52. *E. sajanensis* (Nevski) Tzvel. ssp. *villosus* (V. Vassil.) Tzvel. (=*Roegneria villosa* V. Vassil.) — 2n=28 (№№ 64-119, 64-129 — Жукова, 1965б; № 69—59 — Жукова, Петровский, 1971, под названием *Roegneria borealis*). Популяция этого таксона на острове очень полиморфна. Особенно сильно варьируют такие признаки, как длина волосков и густота опушения цветковых и колосковых чешуй. Формы со слабоопушенными колосками чаще всего обнаруживают сходство с другой расой *E. sajanensis* ssp. *hyperarcticus* (Polun.) Tzvel., а иногда — с *E. alascanus*.

53. *Leymus ajanensis* (V. Vassil.) Tzvel. [=*L. interior* (Hult.) Tzvel.] — 2n=28 (№ 65-26, Жукова, 1968).

54. *Hordeum jubatum* L. У островного растения (вид встречен на острове только однажды) число хромосом не определялось. На Чукотке и в других районах этот таксон имеет 2n=28 (Жукова, 1967; A. Löve, D. Löve, 1975).

Cyperaceae

55. *Eriophorum angustifolium* Honck. — 2n=58 (№ 65-260, Жукова, 1968).

56. *E. callitrix* Cham. — 2n=60 (№ 71-378 — Жукова и др., 1973).

57. *E. medium* Anderss. — 2n=58 (№№ 70-52,, 70-143, 70-243 — Жукова, Петровский, 1972).

58. *E. russeolum* Th. Fries — 2n=58 (№ 70-157 — Жукова, Петровский, 1972).

59. *E. scheuchzeri* Hoppe — 2n=58 (№ 65-269 — Жукова, 1968).

60. *E. triste* (Th. Fries) Hadač et A. Löve — 2n=60 (№ 65-216 — Жукова, 1968). Растения этого вида на острове хорошо отличаются от близкого *E. angustifolium* не только обликом, но и экологией — они, как правило, встречаются на известьсодержащих субстратах, часто — в условиях очень умеренного увлажнения, в то время как *E. angustifolium*

никогда не селится на подобных почвах и предпочитает переувлажненные местообитания.

61. *E. vaginatum* L — 2n=58 (№ 65-258 — Жукова, 1968). Островная раса этого вида может быть с полным основанием отнесена к подвиду *E. vaginatum* ssp. *spissum* (Fern.) Hult. Исследованный нами образец, несомненно, относится к этому таксону.

62. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fior. et Paol. [=*K. bellardii* (All.) Degl.] — 2n=58 (№ 70-105 — Жукова, Петровский, 1972).

63. *K. sibirica* Turcz. — 2n=58 (№ 69-79 — Жукова, Петровский, 1971).

64. *K. simpliciuscula* (Wahlb.) Mackenzie. Определить число хромосом у островных растений не удалось. У гренландских растений было обнаружено 2n=70—75 (Jörgensen et al., 1958), на Аляске — 2n=72—76 (Johnson, Packer, 1968), а на Чукотке 2n=76 (Юрцев, Жукова, 1978).

65. *Carex marina* Dew. (=*C. amblyorhyncha* V. Krecz.) — 2n=58 (№ 70-73 — Жукова, Петровский, 1972). 2n=62 (№ 69-57 — Жукова, Петровский, 1971). На Чукотке у этого вида было найдено 2n=60 (Жукова, 1969), а в Гренландии — 2n=64 (Jörgensen et al., 1958).

66. *C. atrofusca* Schkuhr. У островных растений число хромосом не установлено. Чаще других чисел у этого вида определялось 2n=38 (A. Löve, D. Löve, 1975). Такое же число хромосом найдено у *C. atrofusca* и на Чукотке (Жукова, 1969).

67. *C. glareosa* Wahlb. (=*C. marina* auct. non Dew.). У островных растений число хромосом не установлено. Все исследованные в других районах образцы этого вида имели 2n=66 (A. Löve, D. Löve, 1975), в том числе и на Чукотке (Юрцев, Жукова, 1978).

68. *C. nardina* Th. Fries ssp. *hepburnii* (Boot.) Löve, Löve et Kapoor (=*C. hepburnii* Boot). — 2n=70 (№ 70-89 — Жукова, Петровский, 1972). Во многих случаях у этого таксона находили 2n=68; у типового подвида отмечаются растения с 2n=68 и 2n=70 (A. Löve, D. Löve, 1975).

69. *C. lugens* Holm — 2n $\approx$ 80 (№ 70-27 — Жукова, Петровский, 1972). Последующими исследованиями (Жукова, Петровский. 1976; Юрцев, Жукова, 1978) было точно установлено, что у этого вида 2n=80.

70. *C. maritima* Gunn. — 2n=60 (№ 65-242 — Жукова, Петровский, 1971).

71. *C. misanara* R. Br. Hook. — 2n=40 (№ 65-201 — Жукова, Петровский, 1971).

72. *C. membranacea* Hook. — 2n=74 (№ 65-220 — Жукова, Петровский, 1971). На Аляске у этого вида найдено 2n=76—80 (Johnson, Packer, 1968).

73. *C. obtusata* Liljebl. — 2n=52 (№ 65-276 — Жукова, Петровский, 1971).

74. *C. podocarpa* R. Br. — 2n=64 (№ 65-177 — Жукова, Петровский, 1971); 2n—70 (№ 70-223 — Жукова, Петровский, 1972). Данные о числе хромосом у этого вида очень разноречивы. На Чукотке у *C. podocarpa* были найдены также 2n=60 (Жукова, 1969), 2n=62 (Жукова, Петровский, 1976), 2n=66 (Жукова, Петровский, 1975) и 2n=70 (Жукова, Петровский, 1977). Похоже, что этот таксон имеет несколько рас, различающихся числом хромосом. Островная популяция по макроморфологическим признакам сравнительно однородна, но на Чукотке этот вид весьма вариабелен и тщательное таксономическое изучение его очень желательно.

75. *C. rupestris* Bell. ex. All. — 2n=50 (№ 65-176 — Жукова, Петровский, 1971). Это же число хромосом отмечено у *C. ruprestris* многими другими исследователями (A. Löve, D. Löve, 1975), но на севере Гренландии (Jörgensen et al., 1958) и на Аляске (Johnson, Packer, 1968) были найдены также растения с 2n=52.

76. *C. saxatilis* L. ssp. *laxa* (Trautv.) Kalela. — 2n=80 (№ 70-72 — Жукова, Петровский, 1972). Несколько раз такое же число хромосом отмечено у данного таксона на Чукотке (Жукова, Тихонова, 1971; Жукова, Петровский, 1976) и в Якутии (Жукова, и др., 1977). Число 2n $\approx$ 52

у образца № 71-233 с о. Врангеля (Жукова и др., 1973) обнаружено при подсчете на некачественном препарате и будет правильнее обозначить его $2n > 52$.

77. *C. scirpoidea* Michx. — $2n=62$ (№ 69-60 — Жукова, Петровский 1971). А. и Д. Лёве (A. Löve, D. Löve, 1975) относят евразиатские растения к ssp. *stenochloena* (Holm) Löve et Löve по причинам, нам неизвестным. Мы не имели возможности сравнить наш материал с образцами, описанными или определенными Х. Т. Холмом.

78. *C. stans* Drej. — $2n=76$ (№ 65-266 — Жукова, Петровский, 1971).

79. *C. subspathacea* Wormsk. У островных растений число хромосом не определено. На Чукотке у этого вида найдено $2n=80$ (Жукова, Тихонова, 1971) и $2n=78$ (Юрцев, Жукова, 1978). В других районах отмечается также $2n=78$ (A. Löve, D. Löve, 1975).

80. *C. tripartita* All. — $2n=64$ (№ 65-138. — Жукова, Петровский, 1971). Число, выявленное у островных растений, соответствует максимальному из известных для этого вида хромосомных чисел. Ряд исследователей находили у *C. tripartita* $2n=58$ и $2n=62$ (A. Löve, D. Löve, 1975).

81. *C. ursina* Dew. — $2n=64$ (№ 65-244 — Жукова, Петровский, 1971).

82. *C. nesophila* H. T. Holm (*C. tolmiei* auct. non Boot.). У островных растений число хромосом не определено. На Чукотке у этого вида известно $2n=62$ (Юрцев, Жукова, 1978) и $2n=64$ (Жукова, 1969).

83. *C. vaginata* Tausch (*C. algida* Turcz. ex V. Krecz.). У островных растений число хромосом не определялось. На Чукотке у *C. vaginata* отмечено $2n=32$ (Жукова, Тихонова, 1971; Юрцев, Жукова, 1978).

84. *Juncus biglumis* L. — $2n=120$ (№ 65-218 — Жукова, уточненные данные). Ранее у исследованного нами растения было подсчитано $2n \approx 100$ (Жукова, 1967). Более тщательное изучение постоянного препарата того же самого образца позволило точно установить число хромосом. Оно оказалось равным 120.

85. *J. castaneus* Sm. У островных растений число хромосом не определено. Для этого вида несколько раз определялось $2n=60$ (A. Löve, D. Löve, 1975). У близкого таксона *J. leucochlamys* Zing. определено $2n=120$ (Жукова, Петровский, 1975; Юрцев, Жукова, 1978).

86. *Luzula arctica* Blytt. [*L. nivalis* (Laest.) Beurl.] — $2n=24$ (№ 65-199 — Жукова, 1968).

87. *L. confusa* Lindeb. — $2n=36$ (№ 65-143— Жукова, 1967).

88. *L. tundricola* Gorodk. — $2n=24$ (№ 65-58 — Жукова, 1967).

Liliaceae

89. *Lloydia serotina* (L.) Rchb. — $2n=24$ (№ 69-131 — Жукова, Петровский, 1971).

90. *Allium schoenoprasum* L. — $2n=16$ (№ 64-123 — Жукова, 1965б.)

ЛИТЕРАТУРА

Городков Б. Н. (1958). Почвенно-растительный покров острова Врангеля. В кн.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, III. М.—Л. — Жукова П. Г. (1965а). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. ж., 50, 7. — Жукова П. Г. (1965б). Кариологическая характеристика некоторых видов растений острова Врангеля. Бот. ж., 50, 9. — Жукова П. Г. (1966). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР. Бот. ж., 51, 10. — Жукова П. Г. (1967). Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР, II. Бот. ж., 52, 7. — Жукова П. Г. (1968). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, III. Бот. ж., 53, 3. — Жукова П. Г. (1969). Числа хромосом у некоторых видов растений Северо-Востока СССР, IV. Бот. ж., 54, 12. — Жукова П. Г., А. А. Коробков, А. Д. Тихонова. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. Бот. ж., 62, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1971). Хромосомные числа цветковых растений о. Врангеля. Бот. ж., 56, 2. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1972). Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля, 2. Бот. ж., 57, 4. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1975). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. Бот. ж., 60, 3. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1976). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 2. Бот. ж., 61, 7. — Жукова П. Г., В. В. Петровский. (1977). Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки, 3. Бот. ж., 62, 8. — Жукова П. Г., В. В. Петровский, Т. В. Плиева. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1971). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, 1. Бот. ж., 56, 6. — Жукова П. Г., А. Д. Тихонова. (1973). Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки, 2. Бот. ж., 58, 3. — Коробков А. А. (1972). К цитотаксономической характеристике некоторых видов рода *Artemisia* L. Северо-Востока СССР. Бот. ж., 57, 10. — Петровский В. В. (1967). Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. Бот. ж., 52, 3. — Петровский В. В. (1973). Список сосудистых растений острова Врангеля. Бот. ж., 58, 1. — Петровский В. В. (1978). Географические связи флоры острова Врангеля (в связи с проблемой Берингийской суши). Бот. ж., 63, 5. — Скворцов А. К. (1964). Род *Festuca* L. В кн.: Арктическая флора СССР, II. — Соколовская А. П. (1955). Величина пыльцевых зерен и числа хромосом у некоторых арктических видов злаков. Бот. ж., 40, 6. — Соколовская А. П., Н. С. Пробатова. (1975). Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР, 1. Бот. ж., 60, 5. — Соколовская А. П., О. С. Стрелкова. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений в евразиатской Арктике. Бот. ж., 45, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1972). Род Овсяница (*Festuca* L.) в СССР. Нов. сист. высш. раст., 9. — Цвелев Н. Н. (1973). Заметки о злаках флоры СССР. 7. Нов. сист. высш. раст., 10. — Цвелев Н. Н. (1974). О роде мятлик (*Poa* L.) в СССР. Нов. сист. высш. раст., 11. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Юрцев Ю. А. (1974). Проблемы ботанической географии северо-восточной Азии. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1968). Полиплоидные ряды и таксономия (на материале анализа некоторых групп бобовых). Бот. ж., 53, 11. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1972). Цитотаксономическая характеристика эндемичных растений горного северо-востока Азии. Бот. ж., 57, 1. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова. (1978). Цитотаксономический обзор однодольных востока Чукотского полуострова. Бот. ж., 63, 9. — Юрцев Б. А., П. Г. Жукова, Т. В. Плиева, В. Ю. Разживин, Н. А. Секретарева. (1975). Интересные флористические находки на востоке Чукотского полуострова. III. Бот. ж., 60, 2. — Böcher T. W., K. Larsen. (1950). Chromosome numbers of some arctic or boreal flowering plants. Medd. om Grönl., 147, 6. — Bowden W. M. (1960). Chromosome numbers and taxonomic notes on northern grasses. Canad. J. Bot., 38, 13. — Flovik K. (1938). Cytological studies of arctic grasses. Hereditas, 24. — Hedberg O. (1967). Chromosome numbers of vascular plants from arctic and subarctic North America. Arkiv. Bot., Ser. 2, 6, 4—5. — Holmen K. (1952). Cytological studies in the flora of Peary Land, North Greenland. Medd. om Grönl., 128, 5. — Holmen K. (1964). Cytotaxonomical studies in the arctic Alaskan flora. The genus *Festuca* L. Bot. Notiser, 117, 2. — Hultén E. (1969). The *Trisetum spicatum* complex. *Trisetum spicatum* (L.) Richt., an arctic-montane species with world-wide range. Svensk. Bot. Tidskr., 53, 2. — Hultén E. (1973). Supplement to flora of Alaska and neighbouring territories. A study in the flora of Alaska and the transberingian connection. Bot. Notiser, 126. — Johnson A. W., J. G. Packer. (1968). Chromosome numbers in the flora of Ogotoruk Creek, N. W. Alaska. Bot. Notiser, 121, 1. — Jörgensen C. A., Th. Sörensen, M. Westergaard. (1958). The flowering plants of Greenland. A taxonomical and cytological survey. Biol. Skr. Kongel. Dansk. Vid. Selsk., 9, 4. — Löve A., D. Löve. (1975). Cytotaxonomical atlas of the Arctic flora. — Löve A., J. C. Ritchie. (1966). Chromosome numbers from central northern Canada. Canad. J. Bot., 44, 4. — Moore R. J., J. A. Calder. (1964). Some chromosome numbers of *Carax* species of Canada and Alaska. Canad. J. Bot., 42, 10. — Mosquin Th., D. E. Hayley. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. Canad. J. Bot., 44, 9. — Mulligan G. A., A. E. Porsild. (1969). Chromosome numbers of some plants from unglaciated central Yukon Plateau, Canada. Canad. J. Bot., 47, 10. — Packer J. G. (1964). Chromosome numbers and taxonomic notes on western Canadian and arctic plants. Canad. J. Bot., 42, 4. — Paker J. G., G. D. McPherson. (1974). Chromosome numbers in some vascular plants from northern Alaska. Canad. J. Bot., 52, 5. — Porsild A. E. (1966). Contribution to the flora of Southwestern Yukon Territory. Nat. Mus. Canad. Bull., 216. — Sörensen Th. (1953). A revision of the Greenland species of *Puccinellia* Parl. with contribution to our knowledge of the arctic *Puccinellia*-flora in general. Medd. om Grönl., 136, 3. — Trautvetter E.R. (1888). Syllabus plantarum Sibiriae boreali-orientalis a Dre A. Bunge fil. lectarum. Acta Hort. Petrol., 10, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 VI 1977.

SUMMARY

Flora of Wrangel Isl. numbers 90 species of Monocots. Among them 29 aneuploids (all species of *Cyperaceae*), 7 diploids, 24 tetraploids, 15 hexaploids, 8 octaploids and 7 polyploids of higher degree have been recorded. Some species of *Gramineae* (*Poaceae*) — *Poa arctica*, *P. glauca*, *P. malacantha*, *Festuca rubra* and other — are represented each by several chromosomic races. Determination of these races according to their macromorphological characteristics are proved to be difficult. Usually caryotypes of closely related taxa have no marked differences (e. g., in subspesies of *Trisetum spicatum* or in those of *Poa abbreviata*).

УДК 581.9+582.47 (571.511)

Л. С. Благодатских

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БРИОФЛОРЫ ТАЙМЫРСКОГО СТАЦИОНАРА

L. S. BLAGODATSKIKH. FLORISTICAL AND ECOLOGICAL PECULIARITIES OF BRYOPHYTES IN THE ECOSYSTEMS IN THE VICINITY OF THE TAIMYR BIOLOGICAL STATION

В окрестностях пос. Тарея (Западный Таймыр) выявлено 175 видов листостебельных мхов. Рассмотрены особенности бриофлоры по различным показателям. Систематическая (посемейственная) структура отражает зональное положение флоры наряду с провинциальным своеобразием. Приведена характеристика географических элементов. Преобладают арктоальпийские и гипоарктические виды. Описывается эколого-ценотическое распределение мхов на исследуемой территории. Выделены характерные моховые группировки, приуроченные к определенным экологическим условиям.

Флористическая характеристика листостебельных мхов

Флора листостебельных мхов окрестностей пос. Тарея включает 175 видов (Благодатских, 1973 а, б; Матвеева и др., 1973), что свидетельствует о ее богатстве (список видов дан в конце статьи). Для сравнения можно привести следующие данные: для всей Арктической Аляски отмечено 185 видов листостебельных мхов (Rastorfer, 1972); для Земли Элсмира (Арктическая Канада) указан 151 вид (Brassard, 1971); для Чукотского п-ова в настоящее время известно 284 вида листостебельных мхов, а самая богатая конкретная бриофлора Чукотского п-ова (окрестности пос. Лаврентия) насчитывает 161 вид (Афонина, 1974).

Соотношение листостебельных мхов с другими высшими растениями на севере варьирует от 1 : 2 до 1 : 1 (Абрамов и др., 1973). В исследуемом районе это соотношение равно 1 : 1.5, что характеризует бриофлору окрестностей пос. Тарея как типично арктическую.

Для выявления таксономических особенностей бриофлоры необходимо сопоставить насыщенность видами семейств и родов, входящих в состав бриофлоры. В табл. 1 представлены ведущие семейства, содержащие от 5 и более видов. 3 семейства имеют по 4 вида, 4 семейства — по 3 вида, 3 семейства по — 2 вида. Наибольшее число семейств (8, или 26%) содержит только по 1 виду.

Посемейственная структура обнаруживает отчетливые зональные флористические особенности наряду с провинциальным своеобразием. Высокая степень участия семейств *Amblystegiaceae*, *Sphagnaceae*, *Bryaceae*, *Mniaceae*, *Dicranaceae* отражает зональное положение рассматриваемой бриофлоры и является следствием значительной увлажненности почв и большой заболоченности территорий, характерных для тундровой зоны вообще. Большая представительность семейств *Trichostomaceae*, *Hypnaceae*, *Pottiaceae* — следствие местных экологических условий — является характерной особенностью бриофлоры этого района. Проникновение во флору многих гипоарктических и в меньшей степени бореальных видов выдвигает в число ведущих семейства *Polytrichaceae* и *Brachytheciaceae*.

ТАБЛИЦА 1

Число видов в основных семействах

Место во флоре	Семейство	Число видов	
		абсолютное	в %
1	*Amblystegiaceae*	25	14.3
2	*Sphagnaceae*	17	9.7
3	*Bryaceae*	17	9.7
4	*Mniaceae*	13	7.4
5	*Dicranaceae*	11	6.3
6	*Trichostomaceae*	10	5.7
7	*Polytrichaceae*	9	5.1
8	*Hypnaceae*	8	4.6
9—10	*Pottiaceae*	6	3.4
	Brachytheciaceae	6	3.4
11—13	*Ditrichaceae*	5	2.9
	Encalyptaceae	5	2.9
	Grimmiaceae	5	2.9

В табл. 2 представлены ведущие роды, содержащие свыше трех видов. 10 ведущих родов объединяют 80 видов, или 45.7% всей флоры. Самыми многочисленными по числу видов являются влаголюбивые роды *Sphagnum* и *Drepanocladus*. Представители других ведущих родов также связаны в своем распространении с влажными местообитаниями, характерными для среднего течения р. Пясины.

ТАБЛИЦА 2

Число видов в основных родах

Место во флоре	Род	Число видов	
		абсолютное	в %
1	*Sphagnum*	17	9.7
2	*Drepanocladus*	11	6.3
3	*Bryum*	9	5.1
4—6	*Polytrichum*	7	4.0
	Dicranum	7	4.0
	Mnium	7	4.0
7—9	*Pohlia*	6	3.4
	Calliergon	6	3.4
	Hypnum	6	3.4
10—12	*Encalypta*	4	2.3
	Cinclidium	4	2.3
	Campylium	4	2.3

Зональные особенности бриофлоры окрестностей Тареи отчетливо обнаруживаются и при анализе широтно-географической приуроченности видов. Наиболее распространены виды с арктоальпийскими ареалами: *Distichium inclinatum*, *D. capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Cynodontium alpestre*, *Oncophorus virens*, *Barbula icmadophila*, *Pohlia drummondii*, *Bartramia ithyphylla*, *Philonotis tomentella*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Hypnum revolutum*, *Pseudostereodon precerrimum* и другие и гипоарктические виды — многие виды родов *Sphagnum*, *Dicranum*, *Campylium*, *Drepanocladus*, *Calliergon* и виды *Mniobryum wahlenbergii*, *Cyrtomnium hymenophyllum*, *Paludella squarrosa*, *Meesia trifaria*, *Tomenthypnum nitens* и др. Собственно арктические виды представлены слабо. Среди них можно назвать *Psilopilum cavifolium*, *Seligeria polaris*, *Mnium andrewsianum*, *Bryum wrightii*. *Cinclidium latifolium*, *Aulacomnium acuminatum*. Из бореальных видов во флоре найдены *Dicranum bonjeanii*, *Mnium spinosum*, *M. stellare*, *Thuidium philibertii* и некоторые другие. Большой флористический интерес представляют виды, связанные в своем распространении с хвойно-широколиственными лесами: виды рода *Fissidens*, *Leskeella nervosa*, *Ctenidium molluscum* и виды аридных районов: *Pterygoneurum lamellatum*, *Aloina brevirostris*, *Tortula ruralis*, *Thuidium abietinum*, нахождение которых в среднем течении р. Пясины является, по-видимому, отражением истории формирования бриофлоры.

Группа мхов-космополитов включает следующие виды: *Ceratodon purpureus*, *Leptobryum pyriforme*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum argenteum*.

Как и другие флоры севера Восточной Сибири, бриофлора окрестностей Тареи обогащена сибирскими и сибирско-американскими видами: *Hypnum subimponens*, *Trichostomum cuspidatissimum*, *Cinclidium latifolium*, *Sphagnum orientale* при господстве видов с циркумполярным распространением.

Бриофлора района Таймырского стационара имеет ряд особенностей, определяемых природными условиями местности. Прежде всего — это «равнинная» флора. Исключение составляют растения сопочной гряды Даксатас, где на каменистых склонах и вершине был найден целый ряд мхов-эпилитов: *Seligeria polaris*, *Leskeella nervosa*, *Barbula reflexa*, *Schistidium strictum*, *Sch. apocarpum*, *Trichostomum cuspidatissium* и др.

Еще одна особенность местной бриофлоры — произрастание на береговых склонах Пясины ряда теплолюбивых видов: *Pterygoneurum lamellatum*, *Aloina brevirostris*, *Barbula unguiculata*, *Trichostomum crispulum*, *Mnium spinosum*, *Entodon concinnus* и др.

Таким образом, проведенный флористический анализ выявил арктические черты бриофлоры окрестностей Тареи наряду со специфическими особенностями, определяемыми местными природными условиями и, по-видимому, историческими причинами.

Эколого-ценотическая характеристика листостебельных мхов

Листостебельные мхи встречены во всех тундровых ценозах и по своему фитоценотическому значению в большинстве случаев занимают ведущее место среди других растительных компонентов. С изменением условий среды изменяется состав мхов. Анализ природных условий показал, что в исследуемом районе решающее воздействие на распределение мхов оказывают степень и характер увлажнения почв. Специальные исследования, посвященные выявлению связи растительности и почв, обнаружили, что эдафические различия в окрестностях Тареи не являются определяющими для состава растительных группировок (Боч и др., 1969). Наблюдения, проведенные в различных районах Арктики, показали, что экологическая приуроченность мхов в большинстве случаев связана не с условиями питания, а с условиями увлажнения (Боч, 1972).

В зависимости от характера увлажнения почвы нами выделены три большие группы экотопов:

I — с периодическим и кратковременным переувлажнением почвенных грунтов (плоские участки и пологие склоны водоразделов);

II — с постоянно переувлажненными почвами (понижения болотно-тундровых комплексов и полигональных болот, вогнутые склоны и днища долин ручьев);

III — не испытывающие переувлажнения почв (выпуклые части склонов долин ручьев, береговые склоны Пясины).

Отдельно рассмотрены мхи специфических местообитаний (IV). Для каждой из этих групп характерны определенный набор видов, специфический состав доминантов и различная степень участия отдельных видов в сложении растительных сообществ.

Из 101 вида, свойственного I группе местообитаний, многие являются типичными тундровыми мхами. Некоторые из них имеют ландшафтное значение в районе, это — *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum*, *D. elongatum*, *D. angustum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Polytrichum alpestre* и другие. Интересно отметить, что массовые виды мхов исследуемого района не принадлежат к ведущим семействам и родам, что также характерно для тундровых бриофлор.

В данных экотопах семейства *Amblystegiaceae*, *Sphagnaceae*, *Mniaceae*, *Bryaceae*, *Brachytheciaceae* представлены наибольшим числом видов. Положение этих первых пяти семейств в основном совпадает с систематической структурой всей местной флоры листостебельных мхов, что позволяет считать рассматриваемую группу мхов основой бриофлоры окрестностей пос. Тареи и, по-видимому, других районов тундровой зоны.

Мхи в плакорных условиях образуют мощный покров. В растительном сообществе может насчитываться до 20—30 видов листостебельных мхов при проективном покрытии около 80—90%. Состав и распределение моховых синузий в значительной степени зависят от форм нанорельефа, характерных для местообитаний данной группы.

Зональным типом растительности в исследуемом районе являются дриадово-осоково-моховые мелкобугорковые тундры; их местообитания приближаются к плакорным условиям. Мхи здесь покрывают 80—90% площади; велико и их видовое разнообразие. На распределение видов внутри сообщества накладывает отпечаток характерный нанорельеф в виде бугорков и ложбинок. На бугорках доминируют *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum*. Обычными, но не образующими большого покрытия следует считать *Rhacomitrium*, *lanuginosum*, *Dicranum elongatum*, *D. congestum*, *Polytrichum alpestre*, *Tomenthypnum nitens*. Моховые микрогруппировки нанопонижений слагаются прежде всего из *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, печеночника *Ptilidium ciliare*, которые нередко целиком занимают ложбины. Высокую встречаемость имеют *Ditrichum flexicaule*, *Orthothecium chryseum*, *Oncophorus wahlenbergii* и др.

Экологическим вариантом вышеописанных тундр (Матвеева, 1968) являются в исследуемом районе дриадово-осоково-моховые пятнистые тундры. Наличие пятен голого грунта — их отличительная особенность. Этим можно объяснить большее флористическое богатство пятнистых тундр, поскольку незадернованность субстрата, хорошая прогреваемость почвы и прежде всего отсутствие конкуренции объясняют нахождение на пятнах целого ряда видов, которые отсутствуют в мелкобугорковых тундрах. К пятнам голого грунта приурочены *Encalypta procera*, *Bryum wrightii*, *Trichostomum crispulum*, *Hymenostylium recurvirostre*, *Meesia uliginosa*, *Pseudostereodon procerrimum*. На более поздних стадиях зарастания здесь встречены *Rhacomitrium canescens*, *R. lanuginosum*, *Campylium stellatum*, *C. polygamum*, *Orthothecium strictum*, *Hypnum bambergeri* и др. Доминирующими видами на валиках и в ложбинах остаются те же мхи, лишь только на повышениях увеличивается количество *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и появляются новые виды.

В кустарниковых сообществах на высоких водоразделах обильно произрастает *Dicranum angustum*, под пологом кустарников пышно разрастается *Drepanocladus uncinatus*. В моховых группировках появляются сфагновые мхи: *Sphagnum orientale*, *S. contortum*, *S. warnstorfii* и др.

Влаголюбивые мхи характерны для II группы местообитаний. Всего здесь отмечено 113 видов. При значительном сходстве с предыдущей группой по соотношению ведущих семейств для данных экотопов характерен совершенно другой состав доминантов: *Drepanocladus revolvens*, *D. vernicosus*, *D. latifolius*, *Calliergon sarmentosum*, *C. richardsonii*, *Cinclidium latifolium*, *Meesia trifaria*, *Polytrichum jensenii*, *Oncophorus wahlenbergii*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, виды рода *Sphagnum*. Листостебельные мхи здесь преобладают над другими растительными компонентами. Их проективное покрытие нередко приближается к 90% и более. На состав моховых синузий влияют степень обводненности элементов микрорельефа и характер избыточного увлажнения.

В наиболее глубоких понижениях полигонов с застойным увлажнением господствуют *Meesia trifaria*, *Drepanocladus revolvens*, *D. lapponicus* f. *gigas*, *Cinclidium latifolium*, *Scorpidium scorpioides*, *Calliergon giganteum* и др. Краевые части понижений заняты моховыми группировками из *Drepanocladus vernicosus*, *D. latifolius*, *Aulacomnium turgidum*, *Tomenthypnum nitens*, *Calliergon sarmentosum*, *C. richardsonii*. На полигональных болотах были найдены редкие для исследуемого района виды *Mnium andrewsianum*, *Cyrtomnium hymenophyllum*, *Meesia longiseta*, *Calliergonella cuspidata*, *Calliergon cordifolium*.

К местообитаниям с влажными и холодными почвами (увлажнение проточное) приурочены *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus*, *Cirriphyllum cirrosum*, *Campylium zemliae*, *Polytrichum alpinum* и другие виды. Вогнутые участки северных склонов обычно уже издалека выделяются по цвету доминирующего мха *Tomenthypnum nitens*. В нивальных группировках почти всегда можно встретить *Campylium zemliae*, *Cinclidium arcticum*, *Hypnum lindbergii* и др. В днищах с невыработанным руслом обычен *Bryum tortifolium*, создающий нередко красочный аспект. К прирусловым участкам с обильным проточным увлажнением тяготеют *Drepanocladus aduncus*, *D. sendtneri*, *Mnium rugicum*; на камнях в воде найден только один вид — *Schistidium alpicola* var. *rivulare*.

Среди мхов III группы местообитаний преобладают виды с более ограниченным распространением в районе исследования. Здесь отмечен специфический состав мхов: из 97 видов многие (29) нигде больше не были найдены (*Polytrichum piliferum*, *Pohlia crudoides*, *Brachythecium trachypodium*, *Saelania glaucescens*, *Fissidens viridulus*, *Aloina brevirostris*, *Desmatodon leucostomus* и некоторые другие). Наиболее богатыми по числу видов оказались семейства *Dicranaceae*, *Bryaceae*, *Amblystegiaceae*, *Pottiaceae*, *Brachytheciaceae*. Доминирующая группа также отличается своеобразным составом, в нее входят *Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*, *Hypnum revolutum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Eurhynchium pulchellum*, *Ditrichum flexicaule*, *Mnium orthorrhynchum* и ряд других видов. Мхи здесь не являются ценозообразователями, их проективное покрытие колеблется от 5 до 40%. На состав и развитие мхов большое влияние оказывает степень сомкнутости травянистой растительности и экспозиции элементов микрорельефа. Целый ряд видов, редких для среднего течения р. Пясины и для всего севера СССР, был найден на теплых склонах коренного берега Пясины, это — *Pterygoneurum lamellatum*, *Entodon concinnus*, *Aloina brevirostris*, *Stegonia latifolia*, *Bryobrittonia pellucida*.

Нередко влияние общеклиматических условий сильно ограничено или видоизменено воздействием более частных факторов. В IV группе экотопов объединены моховые группировки специфических местообитаний со своеобразными экологическими и фитоценотическими условиями. На участках с нарушенным растительным и почвенным покровом мхи растут небольшими куртинками и почти всегда обильно спороносят (*Ceratodon purpureus*, *Funaria hygrometrica*, *Orthotrichum killiasii*, *Leptobryum pyriforme*). На оползневых участках первыми поселяются *Psilopilum laevigatum*, *Dicranella subulata*, *Ditrichum flexicaule*, *Ceratodon purpureus* и др. Разреженный моховой покров характерен и для отмелей в пойме Пясины и Неры. На песчано-галечных отмелях встречаются *Bryoerythrophyllum recurvirostre*, *Mniobryum wahlenbergii*, *Mnium orthorrhynchum*, *M. spinosum* и др. Илистые отмели зарастают такими видами, как *Tomenthypnum nitens*, *Drepanocladus uncinatus*, *D. aduncus*, *Brachythecium mildeanum* var. *udum*, *Bryum tortifolium* (нередко аспектирует) и многие другие.

Карбонатностью щебнистого субстрата, характерной для экотопов сопочной возвышенности Даксатас, можно объяснить произрастание здесь многих кальцефильных и эпилитных видов: *Trichostomum cuspidatissimum*, *Seligeria polaris*, *Leskeella nervosa*, *Cratoneurum filicinum*, *Schistidium apocarpum*, *S. strictum*, *Barbula reflexa*, *Campylophyllum halleri* и др. На каменистых вершинах и склонах возвышенности мхи растут небольшими дерновинками, их проективное покрытие не более 20—30%. Самыми распространенными в полигональных тундрах арктического типа на Даксатасе являются *Pseudostereodon procerrimum*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Thuidium abietinum*, *Rhacomitrium*, *lanuginosum*, *Cinclidium arcticum*, *Schistidium apocarpum*.

Большинство из указанных особенностей эколого-ценотической приуроченности мхов хорошо прослеживается на экологическом профиле (см. рисунок). Профиль проходит от поймы р. Пясины к водоразделу и пересекает почти все местообитания, характерные для исследуемого района.

На основании анализа видового состава естественных группировок мхов различных местообитаний все виды исследуемой бриофлоры разделены на две группы — эвритопные и стенотопные (Юрцев, 1968). Наиболее многочисленна в нашем районе группа эвритопных видов, что можно объяснить широкой экологической амплитудой большинства листостебельных мхов и сравнительным однообразием экотопов района исследования. В нее входят виды, заселяющие почти все или большинство типов местообитаний: *Ditrichum flexicaule*, виды рода *Dicranum*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Mnium rugicum*, *Aulacomnium turgidum*, *A. palustre*, *Philonotis fontana*, *Campylium stellatum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum* и многие другие.

Наряду с видами, распространенными в разнообразных экологических условиях, выделяется несколько экологических групп, тяготеющих к определенным экотопам. Так, к пятнам голого грунта в плакорных условиях приурочены *Trichostomum crispulum*, *Hymenostylium recurvirostre*, *Pseudostereodon procerrimum*, *Meesia uliginosa*, *Bryum wrightii*, *Encalypta procera*. Ряд мхов предпочитает сравнительно сухие и наиболее прогреваемые участки (виды родов *Fissidens*, *Encalypta*, *Tortula*, *Barbula*, *Timmia*, *Hypnum*), другие же тяготеют к местообитаниям с постоянно влажными почвами (многие виды родов *Sphagnum*, *Cinclidium*, *Drepanocladus*, *Calliergon*, виды *Paludella squarrosa*, *Meesia trifaria*, *Campylium zemliae*, *Meesia longiseta*, *Catoscopium nigritum*). Водными мхами можно считать *Scorpidium scorpioides*, *Calliergon giganteum*, *Drepanocladus lapponicus* f. *gigas*, *Schistidium alpicola* var. *rivulare*. Особую группу составляют копрофильные мхи из семейства *Splachnaceae*, распространение которых тесно связано с жизнедеятельностью животных.

Ценотическая роль отдельных видов в растительном покрове зависит от степени их доминирования. Наибольшее значение в районе имеют следующие виды (в порядке убывания их роли): *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*. *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum spadiceum*, *D. elongatum*, *D. congestum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Rhacomitrium lanuginosum*, *Dicranum angustum*, *Ditrichum flexicaule*, *Polytrichum alpestre*, *Rhytidium rugosum*.

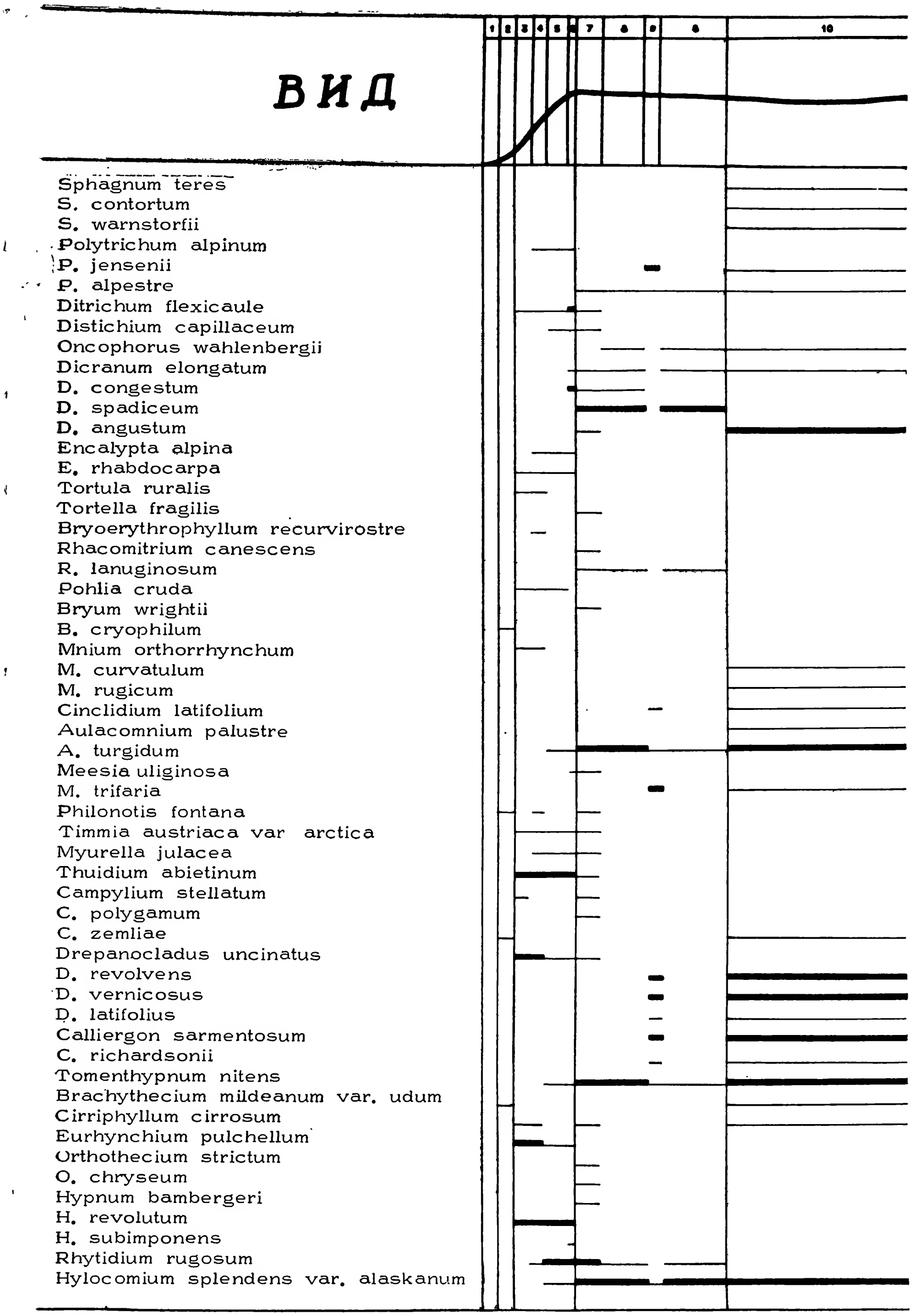
В определенных экологических условиях наиболее обильными являются виды с узкой экологической амплитудой: *Thuidium abietinum*, *Eurhynchium pulchellum*, *Hypnum revolutum* — на тундровых луговинах; *Meesia trifaria*, *Cinclidium latifolium* и другие — на болотах.

Анализ распределения видов мхов по профилю, а также данные многочисленных геоботанических описаний позволили выделить характерные моховые группировки или сочетания мхов, наиболее часто встречающиеся и приуроченные к определенным экологическим условиям.

1. Hypnum revolutum+Drepanocladus uncinatus+Eurhynchium pulchellum — группировка сухих местообитаний (береговые склоны рек, южные склоны долин ручьев, дренированные склоны и вершины останцов).

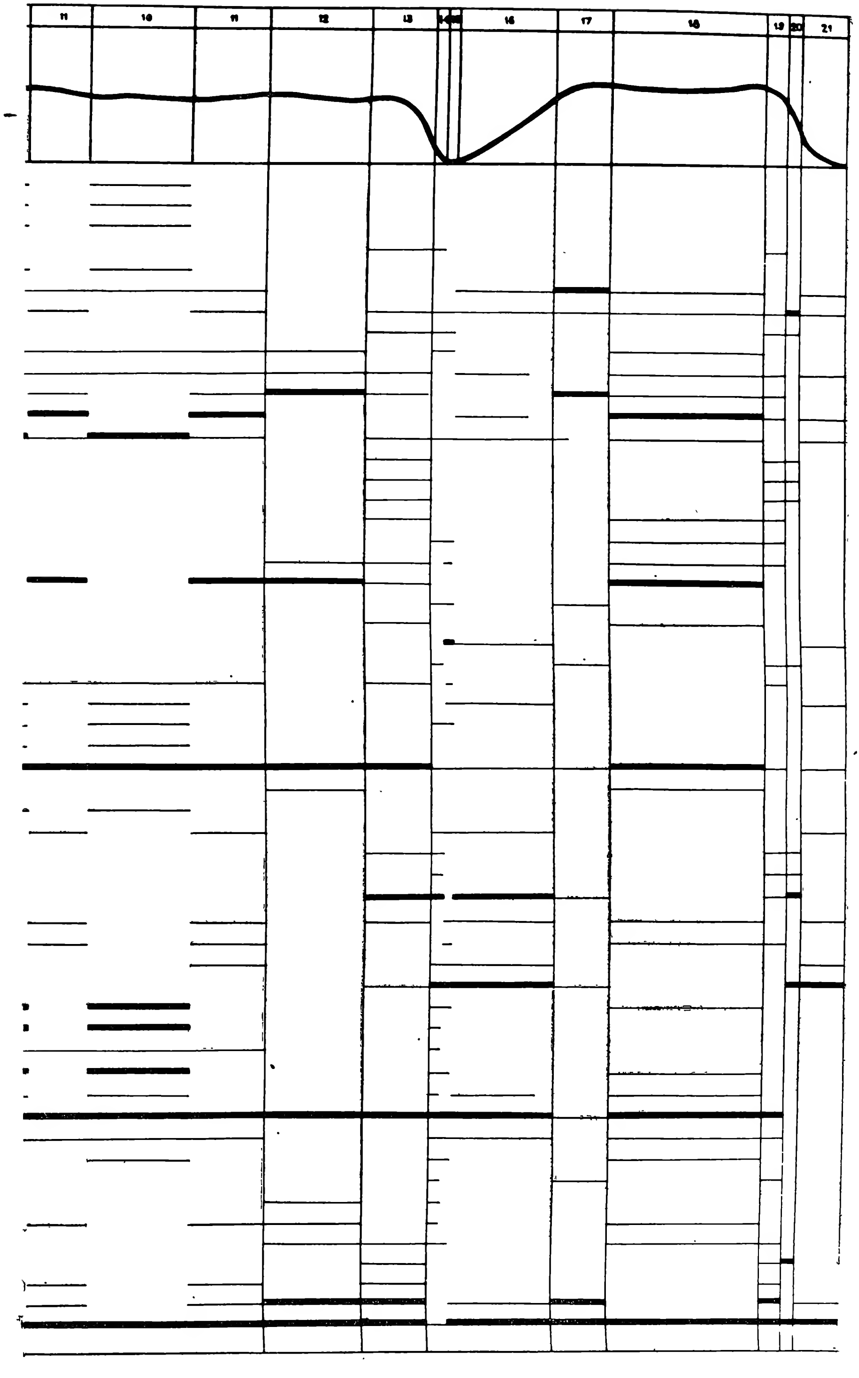
2. Thuidium abietinum+Hypnum revolutum+Rhytidium rugosum — на сухих, сильно дренируемых участках в верхних частях склонов долин ручьев, в мелкополигональных тундрах, сухих дриадово-осоково-моховых пятнистых тундрах.

3. Hylocomium splendens var. alaskanum+Aulacomnium turgidum+Rhytidium rugosum — типичная группировка на валиках дриадово-осоково-моховых пятнистых тундр.



Распределение листостебельных мхов на ландшафтном профиле (ЮЮВ—ССЗ) от поймы р. Пясины к водоразделу.

1 — русло р. Пясины, *2* — илистая отмель, *3* — разнотравно-злаковая группировка, *4* — разнотравно-моховая группировка, *5* — лишайниково-разнотравная группировка, *6* — дриадово-моховая тундра, *7* — дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра, *8* — влажный вариант пятнистой тундры, *9* — термокарстовое понижение с господством болотных мхов, *10* — болотно-тундровый полигональный комплекс в верховьях ручья.



Продолжение.

11 — кустарниково-кустарничково-осоково-моховая мелкобугорковая тундра, *12* — дриадово-осоково-моховая пятнистая тундра (сухой вариант), *13* — лишайниково-дриадовая мелкополигональная эродированная тундра, *14* — ивнячково-осоково-моховая нивальная группировка на вогнутом склоне долины ручья, *15* — мелкотравно-моховая группировка вдоль ручья, *16* — ивняк из *Salix lanata*, *17* — разнотравно-кустарничково-моховая грядово-бугорковатая пятнистая тундра, *18* — осоково-моховая пятнистая тундра на поверхности морской террасы, *19* — разнотравно-дриадовая мелкополигональная эродированная тундра, *20* — разнотравно-злаковая тундра на выпуклом склоне долины ручья, *21* — ивняк из *Salix lanata*.

Тонкой линией отмечено присутствие вида, *толстой* — его доминирование.

4. Hylocomium splendens var. alaskanum+Dicranum spadiceum+Aulacomnium turgidum — группировка, характерная для повышений в дриадово-осоково-моховых мелкобугорковых тундрах.

5. Drepanocladus uncinatus+Dicranum congestum+Hylocomium splendens var. alaskanum+Hypnum subimponens — на обдуваемых сухих северных склонах долин ручьев.

6. Dicranum elongatum+Polytrichum alpestre+Dicranum angustum+печеночник Sphenolobus minutus — на участках валиков (на стыке полигонов) полигональных болот.

7. Aulacomnium turgidum+Hylocomium splendens var. alaskanum+Dicranum angustum — на низких валиках полигонов.

8. Tomenthypnum nitens+Aulacomnium turgidum+Ptilidium ciliare — в понижениях в дриадово-осоково-моховых пятнистых и мелкобугорковых тундрах.

9. Drepanocladus lapponicus f. gigas+Calliergon giganteum+Calliergon richardsonii — на обводненных участках термокарстовых понижений.

10. Drepanocladus latifolius+Drepanocladus vernicosus+Calliergon sarmentosum+Calliergon richardsonii — на окраинах временами пересыхающих понижений полигонов; в неглубоких мочажинах термокарстовых депрессий.

11. Cinclidium latifolium+Meesia trifaria+Drepanocladus revolvens — на понижениях полигонов (обводненные участки), в глубоких мочажинах, термокарстовых понижениях.

12. Tomenthypnum nitens+Drepanocladus uncinatus — в местах снежных забоев в долинах ручьев.

13. Drepanocladus aduncus+Calliergon richardsonii+Calliergon sarmentosum+Tomenthypnum nitens — на днищах долин ручьев, в ложбинах между ярами с проточным увлажнением.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СПИСОК ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ ПОС. ТАРЕЯ[1]

1. *Sphagnum squarrosum* Crome
2. *S. teres* (Schimp.) Aongstr.
3. *S. aongstroemii* C. Hartm.
4. *S. subsecundum* Nees
5. *S. orientale* L. Savicz
6. *S. contortum* K. F. Schultz
7. *S. platyphyllum* (Braithw.) Warnst.
8. *S. riparium* Aongstr.
9. *S. obtusum* Warnst.
10. *S. flexuosum* Dozy et Molk.
11. *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens.
12. *S. fimbriatum* Wils.
13. *S. russowii* Warnst.
14. *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr.
15. *S. rubellum* Wils.
16. *S. warnstorfii* Russ.
17. *S. nemoreum* Scop.
18. *Psilopilum laevigatum* (Wahlenb.) Lindb.
19. *P. cavifolium* (Wils.) Hag.
20. *Polytrichum alpinum* Hedw.
21. *P. fragile* Bryhn
22. *P. jensenii* Hag.
23. *P. juniperinum* Hedw.
24. *P. alpestre* Hoppe
25. *P. piliferum* Hedw.
26. *P. hyperboreum* R. Brown
27. *Ditrichum flexicaule* (Schwaegr.) Hampe
28. *Saelania glaucescens* (Hedw.) Broth.
29. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid.
30. *Distichium capillaceum* (Hedw.) B. S. G.
31. *D. inclinatum* (Hedw.) B. S. G.
32. *Seligeria polaris* Berggr.
33. *Dicranella subulata* (Hedw.) Schimp.
34. *Cynodontium alpestre* (Hueb.) Milde
35. *Oncophorus wahlenbergii* Brid.
36. *O. virens* (Hedw.) Brid.
37. *Dicranum elongatum* Schleich.
38. *D. brevifolium* (Lindb.) Lindb.
39. *D. congestum* Brid.
40. *D. spadiceum* Zett.
41. *D. angustum* Lindb.
42. *D. bonjeanii* De Not.
43. *D. acutifolium* (Lindb. et Arn.) C. Jens.
44. *Fissidens bryoides* Hedw.
45. *F. viridulus* (Sm.) Wahlenb.
46. *F. adianthoides* Hedw.
47. *Encalypta alpina* Sm.
48. *E. rhabdocarpa* Schwaegr.
49. *E. streptocarpa* Hedw.
50. *E. procera* Bruch
51. *Bryobrittonia pellucida* Williams
52. *Stegonia latifolia* (Schwaegr.) Vent.
53. *Aloina brevirostris* (Hook. et Grev.) Kindb.

---

[1] Названия и расположение верхоплодных мхов приводятся по Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой (1970), бокоплодных — по А. Л. Абрамовой, Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой (1961), сфагновых — по Л. И. Савич-Любицкой, З. Н. Смирновой (1968).

54. *Pterygoneurum lamellatum* (Lindb.) Jur.
55. *Desmatodon leucostomus* (R. Brown) Berggr.
56. *Tortula mucronifolia* Schwaegr.
57. *T. ruralis* (Hedw.) Crome
58. *Hymenostylium recurvirostre* (Hedw.) Dix.
59. *Oxystegus cylindricus* (Brid.) Hilp.
60. *Tortella tortuosa* (Hedw.) Limpr.
61. *T. fragilis* (Hook. et Wils.) Limpr.
62. *Trichostomum cuspidatissimum* Card. et Ther.
63. *T. crispulum* Bruch
64. *Barbula reflexa* (Brid.) Brid.
65. *B. icmadophila* Schimp.
66. *B. unguiculata* Hedw.
67. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw). Chen
68. *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B. S. G.
69. *S. strictum* (Turn.) Mart.
70. *S. alpicola* (Hedw.) Limpr. var. *rivulare* (Brid.) Wahlenb.
71. *Rhacomitrium canescens* (Hedw.) Brid.
72. *R. lanuginosum* (Hedw.) Brid.
73. *Funaria hygrometrica* Hedw.
74. *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) B. S. G.
75. *Splachnum ovatum* Hedw.
76. *S. vasculosum* Hedw.
77. *Haplodon wormskjoldii* (Hornem.) Hag.
78. *Leptobryum pyriforme* (Hedw.) Wils.
79. *Pohlia crudoides* (Sull. et Lesq.) Broth.
80. *P. cruda* (Hedw.) Lindb.
81. *P. nutans* (Hedw.) Lindb.
82. *P. drummondii* (C. Muell.) Andrews
83. *P. annotina* (Hedw.) Lindb.
84. *P. proligera* (Limpr.) Lindb.
85. *Mniobryum wahlenbergii* (Web. et Mohr) Jenn.
86. *Bryum wrightii* Sull.
87. *B. tortifolium* Brid.
88. *B. weigelii* Spreng.
89. *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwaegr.
90. *B. caespiticium* Hedw.
91. *B. cirratum* Hoppe et Hornsch.
92. *B. creberrimun* Tayl.
93. *B. nitidulum* Lindb.
94. *B. argenteum* Hedw.
95. *Mnium spinosum* (Voit) Schwaegr.
96. *M. stellare* Hedw.
97. *M. blyttii* B. S. G.
98. *M. orthorrhynchum* C. Muell.
99. *M. curvatulum* (Lindb.) Limpr.
100. *M. rugicum* Laur.
101. *M. andrewsianum* Steere
102. *Cyrtomnium hymenophyllum* (B. S. G.) Holmen
103. *C. hymenophylloides* (Hueb.) Nyh.
104. *Cinclidium subrotundum* Lindb.
105. *C. latifolium* Lindb.
106. *C. arcticum* (B. S. G.) Schimp.
107. *C. minutifolium* Broth.
108. *Aulacomnium turgidum* (Wahlenb.) Schwaegr.
109. *A. palustre* (Hedw.) Schwaegr.
110. *A. acuminatum* (Lindb. et Arn.) Warnst.
111. *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid.
112. *Meesia trifaria* Crum, Steere et Anderson
113. *M. longiseta* Hedw.
114. *M. uliginosa* Hedw.
115. *Catoscopium nigritum* (Hedw.) Brid.
116. *Bartramia pomiformis* Hedw.
117. *B. ithyphylla* Brid.
118. *Philonotis tomentella* Mol.
119. *P. fontana* (Hedw.) Brid.
120. *Timmia austriaca* Hedw.
121. *T. norvegica* Zett.
122. *T. comata* Lindb. et Arn.
123. *Orthotrichum killiasii* C. Muell.
124. *Myurella julacea* (Schwaegr.) B. S. G.
125. *M. apiculata* (Hueb.) B. S. G.
126. *Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske
127. *Thuidium abietinum* (Schwaegr.) B. S. G.
128. *T. philibertii* Limpr.
129. *Cratoneurum filicinum* (Hedw.) Roth
130. *C. curvicaule* (Jur.) Roth
131. *Campylophyllum halleri* (Hedw.) Fleisch.
132. *Campylium stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens.
133. *C. polygamum* (B. S. G.) Lange et C. Jens.
134. *C. zemliae* C. Jens.
135. *C. chrysophyllum* (Brid.) Bryhn
136. *Drepanocladus exannulatus* (B. S. G.) Warnst.
137. *D. fluitans* (Hedw.) Warnst.
138. *D. uncinatus* (Hedw.) Warnst.
139. *D. intermedius* (Lindb.) Warnst.
140. *D. revolvens* (Turn.) Warnst.
141. *D. vernicosus* (Lindb.) Warnst.
142. *D. lapponicus* (Norrl.) Z. Smirn. f. *gigas* (Lindb.) Z. Smirn.
143. *D. latifolius* (Lindb. et Arn.) Broth.
144. *D. lycopodioides* (Schwaegr.) Warnst.
145. *D. aduncus* (Hedw.) Moenkem.
146. *D. sendtneri* (Schimp.) Warnst.
147. *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr.
148. *S. turgescens* (Th. Jens) Moenkem.
149. *Calliergon trifarium* (Web. et Mohr) Kindb.
150. *C. stramineum* (Brid.) Kindb.
151. *C. sarmentosum* (Wahlenb.) Kindb.
152. *C. giganteum* (Schimp.) Kindb.
153. *C. richardsonii* (Mitt.) Kindb.
154. *C. cordifolium* (Hedw.) Kindb.
155. *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske
156. *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske
157. *Brachythecium turgidum* (Hartm.) Kindb.
158. *B. mildeanum* (Schimp.) Milde
159. *B. trachypodium* (Brid.) B. S. G.
160. *Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr.) Grout
161. *Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jennings
162. *Orthothecium strictum* Lor.
163. *O. chryseum* (Schwaegr.) B. S. G.
164. *Entodon concinnus* (De Not) Par.
165. *Isopterygium pulchellum* (Hedw.) Jaeg. et Sauerb.
166. *Hypnum bambergeri* Schimp.
167. *H. vaucheri* Lesq.
168. *H. cupressiforme* Hedw.
169. *H. revolutum* (Mitt.) Lindb.
170. *H. lindbergii* Mitt.
171. *H. subimponens* Lesq.
172. *Pseudostereodon procerrimum* (Mol.) Fleisch.
173. *Ctenidium molluscum* (Hedw.) Mitt.
174. *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb.
175. *Hylocomium splendens* (Hedw.) B. S. G. var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов И. И., А. Л. Абрамова, О. М. Афонина, Л. С. Благодатских. (1973). Арктическая флора мхов СССР и ее особенности. В кн.: Тезисы докл. V делег. съезда Всесоюз. ботан. общ. Киев. — Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Афонина О. М. (1974). Характеристика некоторых конкретных бриофлор Чукотского полуострова. Бот. ж., 59, 2. — Благодатских Л. С. (1973а). Листостебельные мхи района Таймырского стационара (Западный Таймыр). В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л. — Благодатских Л. С. (1973б). Новые и редкие виды мхов для Западного Таймыра. Нов. сист. низш. раст., 10. — Боч М. С. (1972). О применении индикационных свойств растительности болот при установлении типа питания. В кн.: Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л. — Боч М. С., В. И. Василевич, И. В. Игнатенко. (1969). О связи растительности и почв в некоторых типах тундр и полигональных болот. Бот. ж., 54, 8. — Матвеева Н. В. (1968). Особенности структуры растительности основных типов тундр в среднем течении реки Пясины (Западный Таймыр). Бот. ж., 53, 11. — Матвеева Н. В., Т. Г. Полозова, Л. С. Благодатских, Е. В. Дорогостайская. (1973). Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара. В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность, 2. Л. — Савич-Любицкая Л. И., З. И. Смирнова. (1968). Определитель сфагновых мхов СССР. — Савич-Любицкая Л. И., З. Н. Смирнова. (1970). Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. — Толмачев А. И. (1970). Богатство флор как объект сравнительного изучения. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9, 2. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. — Brassard G. K. (1971). The mosses of northern Ellesmere Island, Arctic Canada. II. Annotated list of the taxa. The Bryologist, 74, 3. — Rastorfer J. R. (1972). Bryophyte lists of the High Alaskan Arctic. Columbus.

Институт биологических проблем
Севера ДВНЦ АН СССР,
Магадан.

Получено 15 VII 1977.

SUMMARY

In the vicinity of the settlement Tarey (Western Taimyr) 175 species of leafy mosses have been discovered. Specific features of bryoflora according to different indices were examined. Taxonomic structure (family representation) reflects the zonal position of the flora as well as its provintial peculiarity. The characterization of geographic element is given. Arctoalpine and hypoarctic species predominate. Ecologo-coenotic distribution of mosses on the studied territory is described. Characteristic moss groups corresponding to definite ecological conditions have been distinguished.

УДК 581.9+581.524.4 (477.75)

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух

ОЧЕРК ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ЯЛТИНСКОГО ГОРНО-ЛЕСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

I. РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

JU. R. SHELJAG-SOSONKO, JA. P. DIDUKH. ESSAY OF FLORA AND VEGETATION OF THE YALTA MOUNTAIN FOREST STATE RESERVATION. I. VEGETATION.

Дается общая характеристика растительности, имеющей в целом субсредиземноморский характер. Более детально описываются лесные формации Junipereta excelsae, Querceta pubescentis, Querceta petraeae, Pineta pallasianae, Pineta sosnovskyi, Carpineta betulis, Fageta orientalis, а также саванноидная, горно-степная и фриганоидная растительность.

Организованный в 1973 г. на площади 14 230 га Ялтинский горно-лесной государственный заповедник занимает южный макросклон Главной крымской гряды в районе Большой Ялты от Фороса до Краснокаменки и часть Ай-Петринской яйлы. В него вошли Оползневское, Алупкинское, Ливадийское и Гурзуфское лесничества бывшего Ялтинского лесхоззага Министерства лесного хозяйства УССР, в ведении которого и находится заповедник. Территория его представляет собой вытянутую вдоль моря на 40 км узкую полосу с минимальной высотой в несколько метров и максимальной — 1320 м над ур. м.

Флора и растительность заповедника характеризуются исключительным богатством, разнообразием и мозаичностью и, как показали проведенные нами исследования, несмотря на незначительную площадь заповедника, отражают основные закономерности и особенности происхождения, формирования и структуры флоры и растительности всего горного Крыма. В настоящее время различной полноты сведения о флоре и растительности заповедника содержатся в довольно большом числе работ (Станков, 1933, 1939, 1941; Малеев, 1940, 1948; Иванченко, 1948; Поплавская, 1948; Чернова, 1951; Крылова, 1953; Рубцов; 1958, 1959, 1965; Рубцов и др., 1961; Рубцов и др., 1966; Рубцов, Привалова, 1970; Ларина, 1972; Лукс, Крюкова, 1972, 1973; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1975б; Дидух, 1976, и др.). В них достаточно полно и хорошо освещена флора и менее детально — растительность. Данные о последней носят либо общий ботанико-географический характер, либо относятся только к отдельным ценотаксонам. Дать на их основе относительно полную и детальную характеристику растительности не представляется возможным, поэтому авторы статьи обобщив предварительно имеющиеся литературные данные, провели в 1974—1975 гг. дополнительные исследования растительности и на этой основе составили настоящий очерк.

Геоморфологические особенности территории заповедника обусловлены наличием мощной толщи верхнеюрских известняков, залегающих на нижнеюрских и триасовых сланцах и создающих своеобразную приподнятую до 1100-1300 м над ур. м. гряду, сильно расчлененную глубокими балками, оврагами и долинами рек. Крутизна склонов гряды обычно колеблется от 10—20 до 40—60°. Местами склоны переходят в отвесные

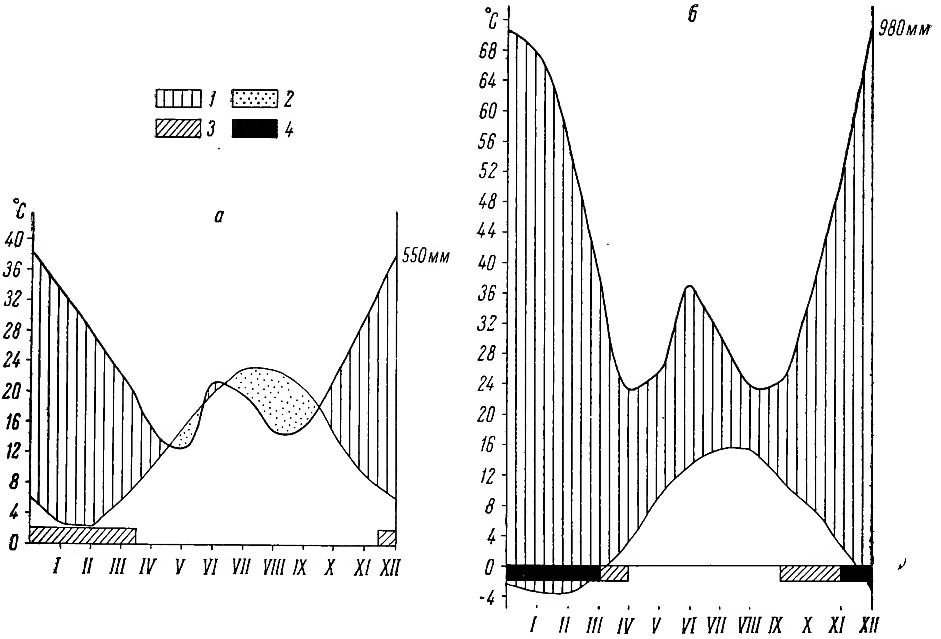


Рис. 1. Климадиаграммы Ялты (*а*) и Ай-Петринской яйлы (*б*).

1 — влажное время года, *2* — засушливый период, *3* — месяцы со средним суточным минимумом температуры ниже 0°, *4* — месяцы с абсолютным минимумом температуры ниже 0°; *тонкая линия* — температура, °C; *жирная* — осадки, мм (м. 1 : 2).

скалы высотой до нескольких сотен метров. Вершина Главной крымской гряды представляет собой всхолмленное плато, именуемое яйлой, с сильно развитыми карстовыми явлениями, в результате которых образовались многочисленные воронки, котловины и ложбины. Во многих местах плато пересекается скалистыми гребнями с относительной высотой в несколько десятков метров. Климат нижней части южного макросклона умеренно жаркий, засушливый, средиземноморского характера, с максимумом осадков в зимне-весенний период (рис. 1, *а*).[1] Выше 350—400 м над ур. м. он становится умереннотеплым, а выше 1000 м над ур. м. — прохладным и влажным (рис. 1, *б*).

В растительном покрове заповедника преобладают леса (около 70% площади) и степи (около 20% площади заповедника). Первые представлены формациями Junipereta excelsae, Pineta pallasianae, Pineta sosnovskyi, Querceta pubescentis, Querceta petraeae, Carpineta betulis, Fageta orientalis, а вторые — Zerneta cappadocicae, Festuceta rupicolae, Cariceta humilis и др. (рис. 2).

Характерной чертой растительности заповедника является поясность (рис. 3). В отношении количества и объема поясов у исследователей растительности Крыма нет единого мнения. Так, Н. И. Рубцов (1958, 1965) выделяет на южном макросклоне три пояса, Г. И. Поплавская (1948) и К. В. Станюкович (1973) — шесть. Согласно нашему мнению, растительность южного макросклона Главной гряды образует два макропояса, соответствующих равнинным зонам: это макропояс лесов и макропояс степей. Первый, как считали еще С. С. Станков (1933), Б. И. Иваненко (1948) и В. П. Малеев (1948), состоит из трех поясов. Нижний пояс высокоможжевеловых и пушистодубовых лесов со сформировавшейся на их месте под действием антропогенного влияния шибляковой и саванноидной растительностью занимает полосу от побережья моря до высоты 400—450 м над ур. м. Средний пояс крымскососновых лесов с участием скальнодубовых занимает полосу до высоты 800—950 м над ур. м. Выше, до степей

---

[1] Расшифровка климадиаграмм изложена в работе Г. Вальтера (1974).

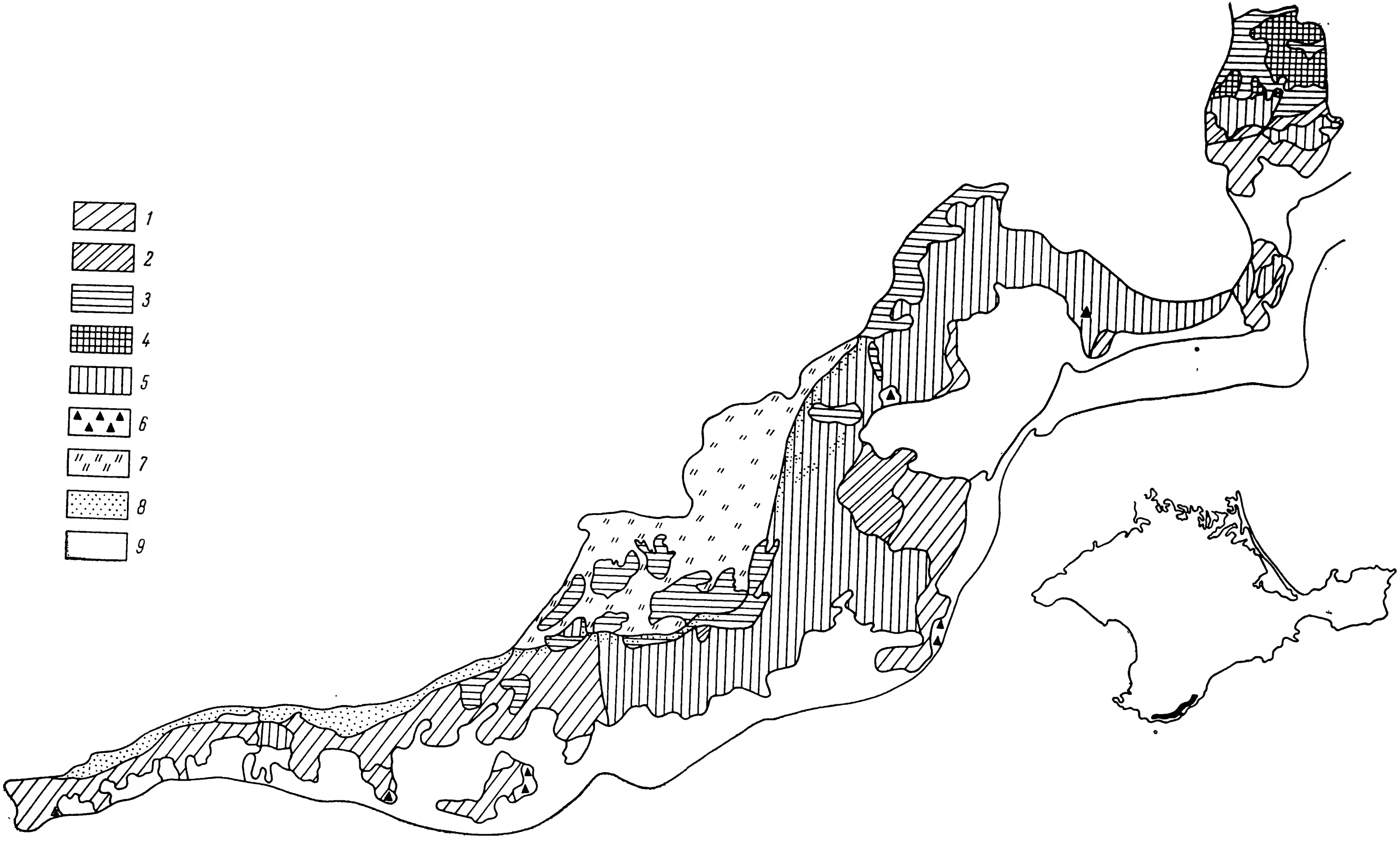


Рис. 2. Карто-схема растительности Ялтинского заповедника.

1 — Querceta pubescentis; *2* — Querceta petraeae; *3* —Fageta orientalis, Carpineta betulis; *4* — Pineta sosnovskyi; *5* — Pineta pallasianae; *6* — Junipereta excelsae; *7* — горно-степная растительность яйлы; *8* — каменистые осыпи и обнажения; *9* — посадки леса, окультуренные земли, саванноидная растительность.

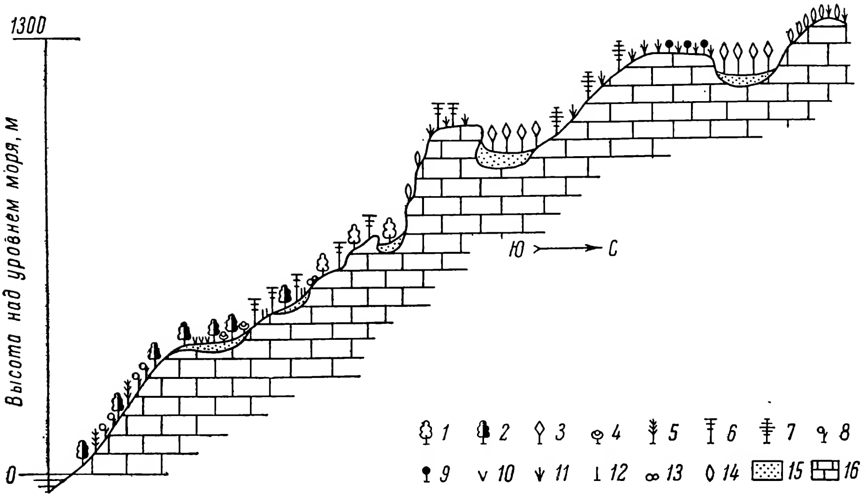


Рис. 3. Вертикальное распространение важнейших доминантов на южном макросклоне Главной крымской гряды в пределах заповедника.

1 — *Quercus petraea*, *2* — *Q. pubescens*, *3* — *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *4* — *Cornus mas*, *5* — *Juniperus excelsa*, *6* — *Pinus pallasiana*, *7* — *P. sosnovskyi*, *8* — *Jasminum fruticans*, *9* — *Festuca rupicola*, *10* — *Carex hallerana*, *11* — *C. humilis*, *12* — *Brachypodium purestre*, *13* — *Laser trilobum*, *Physospermum danaa*, *14* — фриганоидная растительность и растительность каменистых обнажений, *15* — почвы, *16* — известняки.

яйлы (1000—1300 м над ур. м.), расположен относительно узкий верхний пояс буковых и грабовых лесов с участием лесов из *Pinus sosnovskyi* Nakai. В западной части заповедника в этом поясе имеет место инвазия лесов из *P. pallasiana* Lam., что объясняется геоморфологическими особенностями этой территории — наличием очень крутых и обрывистых, лишенных развитого почвенного покрова склонов, на которых *P. pallasiana* более конкурентноспособна, чем *Fagus orientalis* Lipsky, и проникает до яйлы.

Макропояс степей яйлы на пояса не подразделяется.

Нетрудно заметить, что поясность южного макросклона отражает географическое и высотное положение Горного Крыма, находящегося на стыке Неморальной, Средиземноморской и Степной флористических областей. В целом рассмотренная поясность укладывается в атлантический тип поясности О. С. Гребенщикова (1957, 1970), или гумидный тип Г. Вальтера (1974), характерный для всех горных систем европейского субсредиземноморья. В климатическом отношении это выражается в резком увеличении количества осадков с высотой и отсутствии в горах периода летней засухи (рис. 1, *б*), а в фитоценотическом — в распространении широколиственных листопадных лесов. Вместе с тем поясность заповедника имеет и ряд отличительных черт, обусловленных эдафическими и геоморфологическими особенностями. С одной стороны, это выражается в наличии редколесий можжевельника высокого и лесов из сосны крымской, что сближает их с аридным древнесредиземноморским типом поясности, с другой — в отсутствии колючеподушечников, характерных, согласно данным О. С. Гребенщикова (1957), Е. М. Лавренко, (1958), Ф. Маркграфа (Markgraf, 1959), К. В. Станюковича (1973), М. Зохари (Zohary, 1973) и Г. Вальтера (1974), для этого типа поясности, и в замещении их лесами с участием *Pinus sosnovskyi* с остепненным травостоем и горными степями. Это указывает на замещение в верхней части гряды элементов аридного типа поясности элементами более северного континентального (Станюкович, 1973).

Леса из можжевельника высокого (Junipereta excelsae) на территории заповедника встречаются фрагментарно в окрестностях Фороса между Голубым Заливом и Симеизом, возле Гаспры, Ялты (в долине р. Яузлар) и возле Массандры. Площадь, занимаемая ими, составляет менее 1% площади заповедника. Они произрастают на крутых, каменистых, наиболее теплых и сухих склонах с маломощными щебенчато-каменистыми или почти полностью смытыми коричневыми горными почвами, замещаясь в несколько более богатых эдафотопах дубово-можжевеловыми лесами. За пределами Крыма эти леса распространены на Балканском полуострове, в Западном Закавказье и Малой Азии (Малеев, 1933; Schwarz, 1936; Rikli, 1943; Jakucs, 1961).

Можжевеловые леса представляют собой невысокие редколесья с самой низкой продуктивностью и сомкнутостью крон на наиболее хорошо сохранившихся участках до 0.4—0.6. Деревья в возрасте 70—200 лет имеют, как правило, сильно сбежистые искривленные стволы высотой 5—8 м. Вместе с *Juniperus excelsa* Bieb. произрастают *Pistacia mutica* Fisch. et Mey., *Arbutus andrachne* L., *Quercus pubescens* Willd., а в негустом подлеске — *Juniperus oxycedrus* L., *Cistus creticus* L., *Jasminum fruticans* L., *Celtis glabrata* Stev., *Paliurus spina-christi* Mill. и другие виды. Травяной покров обычно негустой, сильно мозаичный.

В составе можжевеловых лесов заповедника нами выделяются субформации Junipereta excelsae, Pistaceto-Junipereta и Querceto-Junipereta.

Субформация Junipereta excelsae представлена следующими группами ассоциаций: Junipereta juniperosa (oxycedris), Junipereta jasminosa, Junipereta cistosa, Junipereta ruscosa, Junipereta cotinosa, Junipereta paliurosa. Из них наиболее распространенными и наименее нарушенными являются ценозы первых двух групп ассоциаций. Ценозы группы ассоциаций Junipereta cistosa встречаются только вдоль побережья Черного моря, не поднимаясь выше 300 м над ур. м. Это объясняется тем, что, согласно данным Г. Вальтера (Walter, 1943), *Cistus creticus* произрастает только в районах, среднеянварская изотерма которых выше 0° С. Ценозы группы ассоциаций Junipereta ruscosa занимают наиболее сниженные, затененные, с более или менее развитым почвенным покровом элементы рельефа. Они являются переходными к лесам Querceta pubescentis. Ценозы остальных групп распространены фрагментарно и сильно нарушены.

Редколесья Junipereta (excelsae) juniperosa (oxycedris) занимают южные, юго-западные и юго-восточные склоны крутизной 10—30° со слабо развитыми коричневыми щебнисто-каменистыми почвами на глинистых сланцах или известняках. В травостое их преобладает один из следующих видов: *Poa sterilis* Bieb., *Carex hallerana* Asso, *Zerna riparia* (Rehm.) Nevski s. l., *Festuca callieri* (Dack.) Markgr., *Elytrigia nodosa* (Stev.) Nevski и *Lasiagrostis bromoides* (L.) Nevski et Roshev.

Наиболее типичной и распространенной ассоциацией можжевеловых лесов заповедника является Juniperetum (excelsae) juniperoso (oxycedris)-poosum (sterilis). Древостой в ее ценозах в возрасте 80—110 лет имеет высоту 5—8 м, диаметр стволов 18—24 см, сомкнутость крон 0.4—0.6. Кроме эдификатора, единично встречаются *Pistacia mutica*, *Arbutus andrachne* и *Quercus pubescens*. Редкий подлесок с сомкнутостью крон 0.2—0.3 образован *Juniperus oxycedrus* с примесью *Jasminum fruticans*, *Cistus creticus*, *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun., *Colutea cilicica* Boiss. et Bal. и *Paliurus spina-christi*. Травостой (40—60%) [2] имеет вид относительно густых пятен, чередующихся с сильно изреженными пятнами на скалах. В нем преобладает *Poa sterilis* (20—40%) со значительным участием (до 10, местами до 20%) *Zerna riparia* s. l., *Elytrigia nodosa*, *Carex hallerana*, *Festuca callieri*. Реже (1—5%) встречаются *Teucrium chamaedrys* L. s. l., *T. polium* L., *Thymus callieri* Borb. s. l., *Botriochloa ischaemum* (L.) Keng, *Inula ensifolia* L., *Onobrychis miniata* Stev. и еще реже (до 1%), но с III—V классами постоянства встречаются *Allium rupestre* Stev., *Alyssum rostratum* Stev., *Asparagus verticillatus* L., *Asphodeline lutea* (L.) Reich., *Briza humilis* Bieb., *Campanula taurica* Juz., *Convolvulus cantabrica* L., *Coronilla scorpioides* (L.) Koch, *Crupina vulgaris* Cass., *Dactylis glomerata* L., *Fumana procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Helianthemum salicifolium* (L.)

---

[2] В процентах дается покрытие.

Mill., *Jurinea sordida* Stev., *Inula oculus-christi* L., *Trifolium scabrum* L., *Veronica multifida* L. s. l. С II классом постоянства отмечено еще около 50 видов.

Участки с более развитыми почвами занимает ассоциация Juniperetum juniperoso-caricosum (halleranae). Травостой этой ассоциации по сравнению с предыдущей менее нарушен и более мезофилен, хотя в целом большинство их видов являются общими. В этой ассоциации, где доминирует *Carex hallerana* (20—30%), усиливается роль таких видов, как *Paeonia triternata* Pall. ex DC., *Dictamnus gymnostylus* Stev., *Laser trilobum* (L.) Borkh., *Ruscus ponticus* Woronov ex Grossh. и, наоборот, встречаются единично или совсем отсутствуют *Coronilla scorpioides*, *Elytrigia nodosa*, *Fumana procumbens*, *Inula oculus-christi*, *Teucrium polium*, *Trifolium scabrum*.

На более крутых склонах с изреженным древостоем под влиянием вытаптывания формируется травостой с преобладанием *Elytrigia nodosa*, *Festuca callieri* и *Lasiagrostis bromoides*.

Редколесья, относящиеся к группе ассоциаций Junipereta jasminosa, занимают более крутые склоны с более эродированными почвами. В их травостое преобладают те же виды, что и в рассмотренной выше группе. Отличительной чертой является значительно большая роль однолетников, в первую очередь *Briza humilis*, *Helianthemum salicifolium*, *Hippocrepis ciliata* Willd., *H. unisiliquosa* L., *Sedum hispanicum* L., *S. pallidum* Bieb. и др. Конечным этапом изменений, вызванных антропогенным влиянием, является смена можжевеловых лесов саванноидной растительностью, отдельные участки которой встречаются среди лесных массивов этого пояса на наиболее нарушенных местах. Для последней характерно преобладание эфемероидов и эфемеров, развивающихся весной и осенью. Генетически они связаны с субтропиками Малой, Передней и Средней Азии. На территории заповедника саванноидная растительность представлена ценозами, в которых преобладает один из следующих видов: *Elytrigia nodosa*, *Festuca callieri*, *Hordeum bulbosum* L., *Lasiagrostis bromoides*, *Poterium polygamum* Waldst. et Kit. Саванноидные сообщества обычно имеют густой травостой с проективным покрытием до 80 и даже 100%, высотой 20—90 см и состоят из двух или трех подъярусов. Первый подъярус высотой до 60—90 см образован одним или несколькими из вышеуказанных многолетников. Более густые второй и третий подъярусы состоят из однолетников *Aegilops biuncialis* Vis., *A. triuncialis* L., *Bromus squarrosus* L., *Hordeum leporinum* Link, *Poa bulbosa* L., *Trifolium leucanthum* Bieb., *Vicia bithynica* (L.) L., *Vulpia ciliata* Link, *Zerna sterilis* (L.) Panz., *Xeranthemum annuum* L. и др.

Леса из дуба пушистого (Querceta pubescentis) по площади занимают господствующее положение в нижнем поясе, за пределы которого они выходят только отдельными языками по наиболее теплым и с достаточно развитыми почвами южным склонам, достигая высоты 600 м над ур. м. На эти леса приходится около 17% площади заповедника. Они встречаются преимущественно на южных, восточных и западных склонах с коричневыми (коричнево-бурые и коричнево-красноцветные) горными суглинистыми щебенчато-каменистыми почвами мощностью от 20 до 80 см. Вне Крыма пушистодубовые леса распространены широко в северной части Средиземноморья и, согласно данным Э. Шмида (Schmid, 1936, 1949), О. Шварца (Schwarz, 1936), В. П. Малеева (1940), Ц. Регеля (Regel, 1948), И. Хорвата (Horvat, 1954), Г. Вагеницца (Wagenitz, 1957), П. Якуча (Jakucs, 1961) и Ф. Педротти (Pedrotti, 1969), представляют собой связующее звено между средиземноморским вечнозеленым маквисом и среднеевропейскими лесами. Наибольшего разнообразия они достигают на Балканах (Horvat, 1954; Jakucs, 1961; Debreczy, 1968; Soó, 1968). П. Якуч (Jakucs, 1961) относит их к порядку Quercetalia pubescentis-petraeae, характерному для Субсредиземноморья. По сравнению с балканскими крымские леса из дуба пушистого флористически и ценотически сильно обеднены. На территории заповедника они порослевые, возраст их редко превышает 60—70 лет, высота в оптимальных экологических условиях 8—12 м. Обычно же деревья имеют кустообразную форму, образуя куртины, чередующиеся с участками саванноидной растительности и зарослями кустарников. Представлены леса следующими субформациями: Querceta pubescentis, Carpineto (orientalis)—Querceta, Pistaceto—Querceta и Junipereto—Querceta. Наиболее распространенными являются леса первых двух субформаций, на которые приходится около 90% площади лесов всего пояса.

Субформация Carpineto (orientalis)—Querceta представлена следующими группами ассоциаций: Carpineto—Querceta, Carpineto—Querceta ruscosa, Carpineto—Querceta juniperosa (oxycedris), Carpineto—Querceta cornosa, Carpineto—Querceta jasminosa и Carpineto—Querceta cornoso-ruscosa. Из них наибольшую площадь (до 70% лесов формации) занимают грабинниково-дубовые леса, а также леса с доминированием в кустарниковом ярусе *Ruscus ponticus*. В составе первой группы ассоциаций выделены следующие ассоциации: Carpineto—Quercetum caricosum (halleranae), Carpineto—Quercetum lithospermosum, Carpineto—Quercetum luzulosum (forsteri), Carpineto—Quercetum caricosum (cuspidatae), Carpineto—Quercetum sparsiherbosum. Наиболее типичными и распространенными из них являются две первые.

Ассоциация Carpineto—Quercetum caricosum (halleranae) распространена главным образом в верхней части нижнего лесного пояса (250—600 м над ур. м.) на склонах восточной, западной и южной экспозиций, до 20° крутизны, с более или менее развитой коричнево-бурой почвой. Древостой имеет средний возраст 60 лет, высоту стволов 8—12 м и часто образует труднопроходимые заросли. Кроме *Quercus pubescens* (с сомкнутостью крон 0.4—0.7) и *Carpinus orientalis* (0.2—0.6), в составе древостоя в небольшом количестве встречаются *Acer campestre* L., *Cerasus mahaleb* (L.) Mill., *Juniperus excelsa*, *Pistacia mutica*. В изреженном подлеске (до 0.1) распространены *Cornus mas*, *Crataegus curvisepala* Lindm., *C. microphylla* C. Koch, *C. orientalis* Pall. ex Bieb., *Rosa canina*, *Ruscus ponticus*. Иногда значительное покрытие имеют лианы — *Hedera taurica* Carr. (до 40%) и *Clematis vitalba* L. (до 25%). В травостое (30—60%), кроме *Carex hallerana* (25—50%), иногда сравнительно большое покрытие (5—20%) имеют *Dentaria quinquefolia* Bieb. и *Lithospermum purpureo-coeruleum*. С проективным покрытием 1—5% и III—V классами постоянства встречаются *Althaea cannabina* L., *Asparagus verticillatus*, *Calystegia sylvestris* (Willd.) Roem. et Schult., *Carex cuspidata* Host, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *Corydalis paczoskii* Busch, *Crocus susianus* Ker-Gawl., *Dactylis glomerata*, менее 1% *Dictamnus gymnostylus*, *Euphorbia amygdaloides* L., *Lathyrus digitatus* (Bieb.) Fiori, *L. laxiflorus* (Desf.) O. Kuntze, *L. rotundifolius* Willd., *Lapsana intermedia* Bieb., *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Luzula forsteri* (Smith) DC., *Orchis mascula* (L.) L., *O. romana* Seb. et Mauri, *Ornithogalum fimbriatum* Willd., *O. ponticum* Zahar., *Paeonia triternata*, *Piptatherum virescens* (Trin.) Boiss., *Platanthera chlorantha* (Cust.) Reichb., *Primula vulgaris* Huds., *Viola sieheana* W. Beck. и др.

Ассоциация Carpineto—Quercetum lithospermosum формируется в более мезофитных и менее нарушенных, чем предыдущая, экотопах. В целом древостой и подлесок характеризуются теми же показателями и видовым составом, что и в вышеназванной ассоциации. В травяном покрове (40—50%) доминирует *Lithospermum purpureo-coeruleum* (20—30%). Значительное покрытие (до 10%) имеют *Carex hallerana*, *Dentaria quinquefolia*, *Luzula forsteri*. Небольшим покрытием (до 1%), но высоким классом постоянства характеризуются виды *Arum elongatum* Stev., *Cephalanthera rubra*, *Dactylis glomerata*, *Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw., *Geum urbanum* L., *Geranium tauricum*, *Lathyrus laxiflorus*, *Lapsana intermedia*, *Paeonia triternata*, *Primula vulgaris*, *Viola sieheana* и др.

Группу ассоциаций Carpineto—Querceta ruscosa, распространенную в нижней части пояса, до высоты 300 м над ур. м., образуют близнецовые ассоциации. Видовой состав древостоя их сходен с таковым предыдущей группы ассоциаций. Сравнительно густой (0.2—0.5) кустарниковый ярус высотой до 50 см образует *Ruscus ponticus*, вместе с которым единично встречаются более высокие (до 2 м) кустарники и кустообразные деревья *Cornus mas*, *Coronilla emeroides* Boiss. et Sprun., *Crataegus microphylla*, *C. orientalis*, *Juniperus oxycedrus*, *Ligustrum vulgare* L., *Rosa canina*, *Sorbus domestica* L., *Ulmus minor* Mill., *Colutea cilicica*. Травяной покров (10—40%) в различных ассоциациях образуют *Carex hallerana* (10—30%), *Lithospermum purpureo-coeruleum* (10—20%), *Carex cuspidata* (10—20%) и *Dentaria quinquefolia* (10—30%). Остальные упомянутые виды, характерные для пушистодубовых лесов, имеют покрытие менее 1%.

Группа ассоциаций Carpineto—Querceta juniperosa занимает главным образом южные склоны до 30° крутизны с неглубоким залеганием (20—40 см от поверхности) известняков или сланцев и характеризуется разреженным (0.6—0.7) древостоем. В его составе, кроме видов, характерных для пушистодубовых лесов (*Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*, *Acer campestre*), встречаются также виды можжевеловых лесов (*Arbutus andrachne*, *Juniperus excelsa*, *Pistacia mutica*). Подлесок негустой (0.3). Его образуют *Juniperus oxycedrus* (0.2) с незначительным участием *Colutea cilicica*, *Coronilla emeroides*, *Crataegus curvisepala*, *C. microphylla*, *Jasminum fruticans*, *Rhus coriaria* L., *Rosa canina*, *Ruscus ponticus*. Травостой обычно густой (до 70%). В различных ассоциациях его формируют *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult. (20—40%) и *Carex hallerana* (30—40%). С покрытием 1—5% и III—V классами постоянства встречаются *Dactylis glomerata*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Scilla bifolia*, а 1% — *Asperula galioides* Bieb., *Astragalus glycyphyllus*, *Calystegia sylvatica*, *Cephalanthera rubra*, *Cirsium laniflorum* (Bieb.) Bieb., *Elytrigia nodosa*, *Galium mollugo* L. s. l., *Lathyrus digitatus*, *Lapsana intermedia*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, *Medicago falcata*, *Ornithogalum ponticum*, *Poa sterilis*, *Viola sieheana*.

Наиболее распространенными ассоциациями этой группы являются Carpineto—Quercetum juniperoso-caricosum (halleranae) и Carpineto—Quercetum juniperoso-brachypodiosum, которые служат связующим звеном между пушистодубовыми, высокоможжевеловыми и крымскососновыми лесами.

Группа ассоциаций Carpineto—Querceta cornosa занимает наиболее мезофитные экотопы (долины горных рек в местах, где наблюдаются значительные аллювиальные отложения и хорошо развиты почвы). Ценозы этой группы ассоциаций распространены как на границе с грабово-буковыми лесами (800 м над ур. м.), так и в нескольких десятках метров от моря. Из кустарников единично встречаются *Berberis vulgaris* L., *Corylus avellana* L., *Crataegus curvisepala*, *C. orientalis*, *Euonymus verrucosa*. Значительное покрытие (до 20%) имеют лианы *Clematis vitalba* и *Hedera taurica*. Грабинниково-дубовые леса с участием *Cornus mas* характеризуются большой затененностью, в связи с чем травостой в них сильно разрежен (до 20%). Доминантом травяного покрова иногда является *Carex hallerana* (20%). В этих лесах единично встречаются умброфильные виды *Brachypodium sylvaticum* (Huds.) P. B., *Clinopodium vulgare* L., *Euphopbia amygdaloides*, *Dactylis glomerata*, *Geum urbanum*, *Geranium rotundifolium*, *Lathyrus laxiflorus*, *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Orchis romana*, *Platanthera chlorantha*, *Primula vulgaris* и др. Ксеромезофиты, приводимые для предыдущей группы ассоциаций, наблюдаются значительно реже и представлены беднее.

В нижней части пояса в качестве доминанта кустарникового яруса выступает совместно с *Cornus mas* также *Ruscus ponticus*. Такие ценозы, относимые нами к группе ассоциаций Carpineto—Querceta cornoso-ruscosa, имеют флористический состав, сходный с таковым предыдущей группы ассоциаций.

Субформация чистых дубовых лесов (Querceta pubescentis), несмотря на свою широкую эколого-ценотическую амплитуду, в заповеднике распространена меньше, чем предыдущая. Это объясняется действием антропогенного фактора, под влиянием которого дубовые леса сменяются грабинниково-дубовыми. Дубовые леса в заповеднике представлены следующими группами ассоциаций: Querceta pubescentis, Querceta juniperosa, Querceta cornosa. Их ценотическая и флористическая характеристики сходны с таковыми соответствующих групп ассоциаций грабинниково-дубовой субформации.

В наиболее сухих для *Quercus pubescens* условиях формируются леса субформаций Pistaceto—Querceta и Junipereto—Querceta, занимающие ограниченные площади в нижней части пояса. Подлесок в этих лесах образуют *Jasminum fruticans* (0.3) или *Ruscus ponticus* (0.4). В травостое, обычно сильно нарушенном, преобладают *Poa sterilis*, *Elytrigia nodosa* и *Lasiagrostis bromoides* (20—50%) с участием (1—10%) *Dictamnus gymnostylus*, *Ornithogalum fimbriatum*, *Dactylis glomerata*, *Piptatherum virescens*, *Paeonia triternata*, *Convolvulus cantabrica*, *Lithospermum purpureo-coeruleum* и др. Экологически и флористически эти леса можно рассматривать как связующее звено между пушистодубовыми и высокоможжевеловыми.

Как мы уже отмечали, под влиянием интенсивной хозяйственной деятельности человека *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis* приобретают низкорослую кустарникообразную форму, образуя заросли с участием *Cistus creticus*, *Paliurus spina-christi*, *Rhus coriaria*, *Rosa canina*, *R. corymbifera* Borkh., *R. horrida*, *Sorbus torminalis* и других видов. В литературе они известны под названием «шибляк» (Adamović, 1901; Ларина, 1972). В травяном покрове шибляка, довольно распространенного среди лесов пояса, преобладают злаки *Elytrigia nodosa*, *Festuca callieri*, *Dactylis glomerata*, *Lasiagrostis bromoides*, *Melica taurica*, *Poa sterilis* с участием характерных для пушистодубовых лесов видов: *Carex hallerana*, *C. cuspidata*, *Dictamnus gymnostylus*, *Lathyrus laxiflorus*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*, а также видов, присущих фриганоидной растительности: *Fumana arabica* (L.) Spach, *F. procumbens* (Dun.) Gren. et Godr., *Helianthemum stevenii* Rupr., *Teucrium chamaedrys* s. l., *T. polium* L., *Thymus dzevanovskyi* Klok. et Schost. и др.

Леса из сосны крымской (Pineta pallasianae) образуют на высоте от 400—450 до 800—950 м над ур. м. сплошной пояс от Симеиза до Краснокаменки, где произрастают на каменистых, часто обрывистых склонах со скелетными, мало развитыми бурыми горно-лесными почвами. Они занимают более 35% площади заповедника и составляют более половины лесов из сосны крымской Украины.

По данным Ф. Маркграфа (Markgraf, 1934), О. Шварца (Schwarz, 1936), Г. Чечотт (Czeczott, 1937), М. Рикли (Rikli, 1943), Г. Фекете (Fekete, 1959), Г. Мойзеля (Meusel, 1965), Г. Шихтля (Schichtl, 1967), М. Зохари (Zohary, 1973) и Г. Вальтера (1974), ареал этих лесов лежит в Восточном Средиземноморье. В Западных Балканах и Альпах леса из *Pinus pallasiana* Lamb. замещаются лесами из близкого вида *P. nigra* Arn., образующего близнецовые ассоциации. В Восточных Альпах и Балканах эти леса поднимаются до высоты 1500 м, в Малой Азии — до 1600 м и в Крыму — до 1200 м над ур. м.

На территории заповедника леса из сосны крымской имеют в основном возраст 100—120 лет, высоту стволов до 20 м, сомкнутость крон 0.8. По сравнению с лесами нижележащего пояса они менее нарушены. Лучшие их насаждения имеют II класс бонитета. Наиболее распространены леса III—IV классов бонитета. Эти леса представлены шестью субформациями: Pineta pallasianae pura, Querceto (pubescentis)—Pineta, Querceto (petraeae)—Pineta, Carpineto (betulis)—Pineta, Fageto—Pineta и Acereto—Pineta.

Наиболее часто встречаются леса субформации Pineta pallasianae pura, составляющие около 70% площади лесов этой формации в заповеднике. В ее составе выделены группы ассоциаций: Pineta pallasianae, Pineta cotinosa, Pineta cornosa и Pineta juniperosa (oxycedris). На территории заповедника наибольшую площадь имеют чистые сосновые леса (Pineta pallasianae), центральное положение среди которых занимают леса ассоциации Pinetum brachypodiosum (rupestris), произрастающие в оптимальных условиях синэкологической амплитуды эдификатора. Они распространены в нижней и средней частях пояса в наиболее типичных для данной формации местообитаниях — на склонах различной экспозиции крутизной до 30° и их вершинах. Почвы бурые, глинисто-щебенчатые, выщелоченные. Древостой этих лесов имеет средний возраст 80—120 лет, высоту 18—22 м и сомкнутость крон 0.7—0.9. Иногда встречаются 250-летние насаждения паркового характера. Первый ярус образует исключительно *Pinus pallasiana*. Во втором древесном ярусе встречаются в сильно угнетенном состоянии отдельные деревья *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Fagus orientalis*, *Carpinus betulus*, *Acer campestre*. Подлесок, как правило, не формируется. В нем произрастают только отдельные разбросанные кусты или небольшие деревья *Cotinus coggygria* Scop., *Crataegus curvisepala*, *C. microphylla*, *Ligustrum vulgare*, *Rosa canina*, *R. tschatyrdagii*, *Sorbus graeca*, *S. torminalis* (L.) Crantz. Из лиан встречаются *Hedera taurica* и *Clematis vitalba*. Травостой обычно густой (70—80%). Его образуют *Brachypodium rupestre* (30—60%) со значительным, местами до 20% участием *Inula ensifolia*, *Pteridium tauricum* (C. Presl) V. Krecz. и *Teucrium chamaedrys*. Характерными для этих лесов являются субсредиземноморские виды: *Cirsium laniflorum*, *Dorycnium intermedium* Ledeb., *Inula conyza* DC., *Carex cuspidata*, *Laser trilobum*, *Laserpitium hispidum* Bieb., в числе которых петрофиты *Allium saxatile*, *Asperula galioides*, *Bupleurum exaltatum* Bieb., *Centaurea declinata* Bieb., *Inula aspera* Poir., *Pimpinella lithophila* Schischk. Отмечены неоэндемы *Campanula taurica*, *Cytisus wulfii* V. Krecz., *Elytrigia strigosa*, *Galium tauricum* (Willd.) Roem. et Schult., *Genista albida* Willd., *Jurinea sordida* и другие виды. Рассеянно в незначительных депрессиях встречается ассоциация Pinetum pteridiosum, в которой покрытие *Pteridium tauricum* достигает 50%.

В верхней части пояса на гребнях и прилегающих к ним склонах с маломощными бурыми почвами на известняках распространена ассоциация Pinetum caricosum (humilis), которая заходит в вышележащий пояс, где на более холодных, продуваемых сильными ветрами склонах в восточной части заповедника сменяется близнецовой ассоциацией лесов *Pinus sosnowskyi* Nakai. Низкоосоково-крымскососновые леса имеют возраст 180—250 лет, высоту 18—25 м и более разреженный, чем предыдущие, древостой с участием *Fagus orientalis* и *Pinus sosnovskyi*, В подлеске, который как ярус не формируется, изредка встречаются *Crataegus curvisepala*, *Rosa canina*, *R. pimpinellifolia* L., *R. tschatyrdagii*, *Sorbus graeca*. В густом травостое (70—80%) преобладает *Carex humilis*. Флористический состав травостоя в целом сходен с таковым коротконожково-крымскососновой ассоциации, но, кроме упомянутых видов, в нем распространены *Androsace taurica* Ovcz., *Asperula tauro-scythica* Klok., *Aster amelloides* Bess., *Trinina stankovii* Schischk., а также бореальные виды *Hypopitys monotropa* Crantz., *Pyrola chlorantha* Sw., *Ortilia secunda* (L.) House и др.

На более крутых склонах средней и верхней частей пояса встречаются леса ассоциации Pinetum laserosum. Древостой и подлесок их сложен теми же видами, что и предыдущих ассоциаций. В разреженном (20—40%) покрове доминирует *Laser trilobum* (L.) Borkh. В качестве содоминанта иногда выступает *Physospermum cornubiense* (L.) DC. (20—30%), покрытие которого в более влажных и затененных условиях возрастает и он становится доминирующим. Постоянно, но с незначительным покрытием (до 1%) встречаются *Brachypodium rupestre*, *Cephalanthera rubra*, *Cirsium laniflorum*, *Dictamnus gymnostylus*, *Euphorbia amygdaloides*, *Galium mollugo* s. l., *Laserpitium hispidum*, *Mercurialis perennis*, *Origanum dilatatum* Klok., *Paeonia triternata*, *Polygonatum odoratum*, *Rubus tauricus* Schlecht. ex Juz., *Salvia grandiflora* Etl., *Vincetoxicum laxum*, *Viola sieheana* и другие виды. Как видно из приведенного списка, в целом травостой ассоциации отличается от предыдущего большей умброфильностью.

Леса, относимые нами к группе ассоциаций Pineta cotinosa, распространены по крутым склонам (до 40°), в местах выходов на поверхность известняков. Древесный ярус их не отличается от такового описанной выше группы ассоциаций. В кустарниковом ярусе, кроме доминанта

Cotinus coggygria (0.2—0.6), произрастают также *Cornus mas*, *Rhus coriaria*, *Crataegus curvisepala*, *C. microphylla* и *Sorbus aucuparia*. В травяном покрове (50—70%) доминирует *Brachypodium rupestre* (40—70%). Наиболее постоянными видами его являются главным образом факультативные и облигатные петрофиты: *Asperula stevenii*, *Bupleurum exaltatum*, *Carex humilis*, *Dorycnium intermedium*, *Elytrigia strigosa*, *Galium mollugo* s. l., *Inula ensifolia*, *Laser trilobum*, *Leontodon hispidus*, *Origanum dilatatum*, *Physospermum cornubiense*, *Rubus tauricus*, *Salvia grandiflora*, *Teucrium chamaedrys* s. l., *Vincetoxicum laxum* и др.

Леса группы ассоциаций Pineta cornosa занимают наиболее сниженные элементы рельфа. Древостой этих лесов образован из *Pinus pallasiana* (0.6—0.9). В его составе значительную роль (до 0.2) играют *Quercus pubescens*, *Q. petraea*, *Carpinus orientalis* и *Acer campestre*. В густом подлеске (0.3—0.8) этих лесов, кроме доминанта *Cornus mas*, изредка наблюдаются *Crataegus curvisepala*, *Sorbus aucuparia*, *Ligustrum vulgare*, *Euonymus verrucosa*, *E. europaea*, *E. latifolia*, *Rosa canina* и другие виды. Травяной покров разрежен (до 30%). В различных ассоциациях доминантами являются *Laser trilobum*, *Lithospermum purpureo-coeruleum* и *Physospermum cornubiense*. Постоянно встречаются (до 1%) умброфиты: *Carex digitata*, *Euphorbia amygdaloides*, *Goodyera repens* (L.) R. Br., *Lapsana intermedia*, *Cephalanthera rubra*, *Neottia nidus-avis*, *Paeonia triternata*, *Viola sieheana* и др. Эта группа ассоциаций является связующим звеном сосновых лесов с лиственными.

В нижней части пояса фрагментарно встречаются леса, принадлежащие к группе ассоциаций Pinetum juniperosum (oxycedris). Они занимают наиболее ксерофитные экотопы и являются связующим звеном между крымскососновыми и высокоможжевеловыми лесами. Древостой этих лесов разрежен и состоит только из *Pinus pallasiana*. Подлесок (0.2) образует *Juniperus oxycedrus*. Изредка отмечаются угнетенные деревья кустообразной формы *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis* и кустарники *Cotoneaster integerrima*, *Cotinus coggygria*, *Coronilla emeroides*, *Jasminum fruticans*, *Ligustrum vulgare*, *Rosa pimpinellifolia*, *Rhus coriaria* и др. В травяном покрове доминирует *Brachypodium rupestre* (60%). Постоянными видами травостоя являются гелиофиты: *Asperula galioides*, *A. stevenii*, *Cachrys alpina* Bieb., *Centaurea sterilis*, *Cirsium laniflorum*, *Dorycnium intermedium*, *Elytrigia strigosa*, *Galium tauricum*, *Inula aspera*, *I. ensifolia*, *Centaurea declinata*, *Poa sterilis*, *Convolvulus cantabrica*, *Thymus callieri* s. l., *Teucrium chamaedrys* и др.

Пушистодубово-сосновые леса [Querceto (pubescentis)—Pineta (pallasianae)] произрастают в нижней части пояса в пределах высот от 400 до 600 м над ур. м. Они занимают наиболее сухие и теплые склоны с бурыми почвами. *Quercus pubescens* иногда с участием *Juniperus excelsa* в этих лесах образует второй ярус высотой 5—10 м и сомкнутостью крон 0.2—0.6. В ярусе подлеска в наиболее сухих и нарушенных эдафотопах преобладают *Cotinus coggygria*, *Rhus coriaria*, а в более влажных и мало нарушенных — *Cornus mas* и *Ligustrum vulgare*. Травяной покров (30—50%) в различных ассоциациях образует один из следующих видов: *Brachypodium rupestre*, *Carex cuspidata*, *C. hallerana*, *Lithospermum purpureo-coeruleum*.

В верхней части пояса (выше 700—750 м над ур. м.) на более богатых, чем под чисто сосновыми лесами, бурых почвах формируются скально-дубово-сосновые леса [Querceto (petraeae)—Pineta (pallasianae)]. В этих лесах *Quercus petraea* образует второй ярус высотой 5—15 м и сомкнутостью крон 0.2—0.7. Кроме дуба, во втором ярусе встречаются *Acer campestre*, *Carpinus betulus* и *Fagus orientalis*. Относительно хорошо развитый подлесок образуют *Cornus mas*, *Cotinus coggygria*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Rosa tschatyrdagii*, *R. canina*. Изредка в подлеске встречаются *Mespilus germanica* L., *Sorbus graeca*, *S. torminalis* и др. В травостое (30—50%) на участках с наиболее бедными и каменистыми почвами преобладает *Laser trilobum*, на более богатых почвах и во влажных условиях —

один из следующих видов: *Euphorbia amygdaloides*, *Physospermum cornubiense*, *Mercurialis perennis*, *Convallaria majalis*, *Lathyrus aureus* (Stev.) Brandza, *L. rotundifolius*, а в более сухих — *Brachypolium rupestre*, *Carex cuspidata* или *C. hallerana*.

Выше (800—1100 м над ур. м.), в более влажных по сравнению с предыдущими лесами условиях, формируются грабово-сосновые (Carpineto—Pineta), буково-сосновые (Fageto—Pineta) и кленово-сосновые [Acereto (campestris)—Pineta] леса. *Carpinus betulus*, *Fagus orientalis* и *Acer campestre* в этих лесах образуют второй, более густой (0.7—0.9), чем первый, ярус высотой 12—18 м. Ярус подлеска не формируется. В нем разбросанно произрастают только *Corylus avellana*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *E. latifolia*, *Rosa canina*, *Sorbus aucuparia* и некоторые другие виды. Травостой по сравнению с другими ассоциациями лесов из сосны крымской наименее густой (20—40%). Характерной его чертой является преобладание европейских неморальных видов [*Convallaria majalis*, *Dentaria quinquefolia*, *Euphorbia amygdaloides*, *Mercurialis perennis*, *Mycelis muralis* (L.) Dum.] и значительно меньшее участие субсредиземноморских. Эти леса представлены тремя рядами близнецовых ассоциаций с доминированием в травостое одного из следующих видов: *Mercurialis perennis*, *Laser trilobum* и *Polygonatum odoratum*.

Леса формации дуба скального (Querceta petraeae) распространены в средней и верхней частях пояса сосны крымской, где занимают склоны крутизной 20—40° с бурыми горно-лесными почвами. Вполне вероятно, что они сформировались на месте смешанных скально-дубово-сосновых лесов в результате хозяйственной деятельности человека в прошлом.

Скальнодубовые леса, кроме Крыма, распространены в Центральной и Южной Европе. На севере они известны из южной Скандинавии. В Альпах и на Балканах они поднимаются до высоты 1200 м над ур. м. (Markgraf, 1942; Meusel et. al., 1965; Pedrotti, 1969).

В заповеднике эти леса занимают около 2% его площади. Они имеют средний возраст 50—60 лет, высоту 14—16 м и сомкнутость крон 0.6—1.0. Кроме эдификатора, в ярусе древостоя в небольшом количестве встречаются *Acer campestre*, *Carpinus betulus*, *C. orientalis*, *Fagus orientalis*, *Fraxinus excelsior*, *Sorbus torminalis* и другие виды. Ярус подлеска очень редок. Наиболее часто его образуют *Cornus mas* и *Cotinus coggygria* с примесью *Crataegus microphylla*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *E. latifolia*, *Mespilus germanica* и *Rosa canina*. В травостое (25—70%) доминирует *Poa sterilis*, реже один из следующих видов: *Brachypodium rupestre*, *Lathyrus aureus*, *Laser trilobum*, *Physospermum cornubiense* или *Lithospermum purpureo-coeruleum*.

Несмотря на доминирование в травостое субсредиземноморских видов, в этих лесах по сравнению с предыдущими наблюдается усиление роли неморальных видов, таких как *Astragalus glycyphyllos* L., *Carex digitata*, *Dentaria quinquefolia*, *Lapsana intermedia*, *Mercurialis perennis*, *Euphorbia amygdaloides*, *Neottia nidus-avis*, *Platanthera chlorantha*. *Polygonatum odoratum*, *Veronica officinalis*, *Scilla bifolia* L., *Convallaria majalis*, *Poa nemoralis*, *Mycelis muralis* (L.) Dum. и др. Из субсредиземноморских видов обычными являются *Carex cuspidata*, *C. hallerana*, *Cirsium laniflorum*, *Dictamnus gymnostylus*, *Lathyrus laxiflorus*, *Luzula forsteri*, *Orchis romana*.

Наиболее распространенной ассоциацией скальнодубовых лесов является Quercetum poosum (sterilis), занимающая верхние части мезосклонов с развитыми бурыми горно-лесными почвами. На более крутых каменистых склонах формируется ассоциация Quercetum laserosum. В нижней части склонов последняя замещается ассоциацией Quercetum physospermosum, а на участках с густым древостоем на более развитых почвах—ассоциацией Quercetum lathyrosum (aurii). В средней части пояса на пологих склонах распространена ассоциация Quercetum brachypodiosum (trupestris). В нижней части пояса на склонах с хорошо развитыми почвами наблюдается ассоциация Quercetum lithospermosum. Последняя по флористическому составу уже близка к пушистодубовым лесам.

Леса формации сосны Сосновского (Pineta sosnovskyi) распространены только в восточной части заповедника. Они занимают выпуклые склоны с бедными бурыми горно-лесными почвами. В нижней части пояса *Pinus sosnovskyi* образует смешанные леса с *P. pallasiana*. В верхней части наблюдается изреживание лесов из сосны Сосновского и внедрение под их полог яйлинских горно-степных видов. Наконец, у верхней границы леса они представляют собой невысокие редколесья с преобладанием видов яйлы. Эти леса относятся к бореальным сосновым лесам, пояс которых характерен для гор всего Субсредиземноморья. В Альпах и Балканах он формируется на высоте 800—1500 м, в Малой Азии — выше 1400 м над ур. м. (Schmid, 1936; Czeczott, 1938—1939; Walter, 1956). Формирование его, очевидно, связано с плейстоценом.

В заповеднике леса из сосны Сосновского произрастают в пределах высот от 900 до 1300 м над ур. м. и занимают около 3% его площади. Они имеют возраст 100—250 лет, высоту 16—25 м и сомкнутость крон 0.5—0.9. Ярус подлеска в них не формируется. Только местами встречаются заросли *Rosa tschatyrdagii* и единичные кусты или небольшие деревья *R. canina*, *R. pimpinellifolia*, *Crataegus curvisepala*, *Sorbus aucuparia* и *S. graeca*. В травостое этих лесов (40—80%) преобладает *Carex humilis* (40—60%). С проективным покрытием от 1 до 10% наиболее постоянными являются *Brachypodium rupestre*, *Convallaria majalis*, *Dactylis glomerata*, *Fragaria vesca* L., *Laser trilobum*, *Teucrium chamaedrys*, *Zerna cappadocica*, а с еще меньшим (до 1%) — *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth, *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. *Aster amelloides*, *Bupleurum exaltatum*, *Carex cuspidata*, *Carlina vulgaris*, *Cirsium laniflorum*, *Coronilla coronata* L., *Euphorbia amygdaloides*, *E. glareosa* Bieb., *Filipendula vulgaris*, *Galium mollugo* s. l., *G. tauricum*, *Inula ensifolia*, *Veronica multifida*. Для этих лесов характерен ряд эндемичных видов, произрастающих на яйле: *Adenophora taurica* Juz., *Campanula taurica*, *Cerastium biebersteinii* DC., *Androsace taurica* Ovcz., *Elytrigia strigosa*, *E. scythica* (Nevski) Nevski, *Pulsatilla taurica*, *Thymus hirsutus* Bieb.

С возрастанием крутизны склонов леса этой ассоциации сменяются лесами ассоциации Pinetum laserosum. В нижней части пояса на границе с лесами из сосны крымской встречаются леса ассоциации Pinetum brachypodiosum (rupestris). В понижениях с более богатыми бурыми почвами формируются небольшие участки смешанных буково-сосновых лесов, в травостое которых преобладают неморальные виды: *Convallaria majalis*, *Dentaria quinquefolia*, *Euphorbia amygdaloides*, *Mercurialis perennis*.

Леса формации бука восточного (Fageta orientalis) произрастают на бурых и темно-бурых горно-лесных глинисто-хрящеватых почвах в ложбинах и ущельях верхней части макросклона (800—1300 м над ур. м.), а также изредка в наиболее сниженных замкнутых элементах рельефа яйлы. На них приходится около 7% площади заповедника. На территории Восточного Субсредиземноморья буковые леса распространены на высоте 800—2000 м над ур. м. (Czeczott, 1938-1939; Малеев, 1940; Rikli, 1946; Regel, 1948; Сочава, 1949; Wagenitz, 1957; Тумаджанов, 1961; Schichtl, 1967; Вальтер, 1974).

На территории заповедника эти леса имеют средний возраст 80—90 лет, высоту до 20—30 м и сомкнутость крон 0.9—1.0. Вместе с *Fagus orientalis* иногда в значительном количестве произрастают *F. sylvatica* L., *Acer stevenii* Pojark., *Carpinus betulus*, а также в небольшом количестве *Fraxinus excelsior*, *Populus tremula*, *Ulmus glabra* Huds. Ярус подлеска не формируется. Здесь отмечены только единичные невысокие кустарники и деревья: *Cornus mas*, *Corylus avellana*, *Crataegus curvisepala*, *C. microphylla*, *Euonymus latifolia*, *E. verrucosa*, *Sorbus aucuparia* и *Taxus baccata*. В травостое (30—50%) господствует один из следующих неморальных видов: *Asperula odorata* L., *Mercurialis perennis*, *Convallaria majalis*, *Den-*

taria quinquefolia. Постоянно встречаются *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *P. odoratum*, *Euphorbia amygdaloides*, *Allium auctum* Omelcz., *Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm., *Carex digitata*, *Cephalanthera rubra*, *Galanthus plicatus*, *Mycelis muralis*, *Neottia nidus-avis*, *Primula vulgaris*, *Scilla bifolia*, *Zerna benekenii* (Lange) Lindm.

Наиболее распространенной ассоциацией буковых лесов является Fagetum dentariosum, участки которой имеют летом очень разреженный травостой. Формируется она в оптимальных условиях произрастания буковых лесов. В понижениях рельефа она сменяется ассоциацией Fagetum mercurialosum, которая в верхней части пояса на хорошо развитых глубоких почвах замещается ассоциацией Fagetum asperulosum. На более крутых склонах с относительно бедными почвами встречается ассоциация Fagetum convallariosum.

Вместе с буковыми в несколько более сухих и бедных условиях формируются грабово-буковые леса, травостой которых слагают виды, характерные для буковых лесов. На отдельных участках, очевидно, в результате вырубки бука, сформировались чистые грабовые леса из *Carpinus betulus*, которые в настоящее время занимают около 5% площади заповедника. Они имеют средний возраст 60—80 лет, высоту 12—15 м, сомкнутость крон 0.9—1.0. Ярус подлеска, как и в буковых лесах, не формируется. В травостое преобладает один из следующих видов: *Convallaria majalis*, *Dentaria quinquefolia*, *Laser trilobum*, *Mercurialis perennis*, *Physospermum cornubiense*, *Polygonatum odoratum*. Флористический состав травяного покрова грабовых лесов почти не отличается от буковых. Различие заключается только в увеличении покрытия в грабовых лесах *Convallaria majalis*, *Laser trilobum*, *Physospermum cornubiense* и уменьшении покрытия *Asperula odorata*.

Кроме лесов, к заповеднику относится около 2 тыс. га Ай-Петринской яйлы, в растительном покрове которой преобладают горные луговые степи, замещающиеся на каменистых обнажениях фриганоидными группировками, а в межгривных понижениях — лугами. Они достаточно полно описаны в работе Н. М. Черновой (1951).

Горные луговые степи, занимающие склоны крутизной до 20° и плоские вершины увалов, представлены главным образом формациями Zerneta cappadocicae, Festuceta rupicolae и Cariceta humilis.

Степи формации Zerneta cappadocicae являются наиболее мезофитными и приурочены к неглубоким плоским понижениям в нижней части некрутых склонов с мощными выщелоченными горно-степными черноземами. Они непосредственно переходят в остепненные луга. Их ценозы отличаются густым (90—100%) травостоем высотой до 50 см. Доминант имеет покрытие 30—60 %. Как содоминанты (с проективным покрытием 15—30%) выступают *Festuca rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Hypericum linarioides*, *Onobrychis jailae* Czernova и *Briza australis* Prokud. Среди остальных видов преобладают степные, петрофитные и луговые. Из степных наиболее постоянно (1—5%) встречаются *Galium verum* L. s. l., *Medicago falcata* L., *Clematis integrifolia* L., *Ranunculus illiricus* L., *Scabiosa columbaria*, *Trifolium alpestre*, из петрофитов *Allium saxatile* Bieb., *Bupleurum exaltatum*, *Centaurea declinata*, *Inula ensifolia*, *Potentilla depressa* Willd., *Pimpinella lithophila* Schischk., *Polygala major* Jacq., *P. andrachnoides* Willd., а из луговых *Leucanthemum vulgare* Lam., *Lathyrus pratensis* L., *Lotus corniculatus* L., *Luzula multiflora* (Retz.) Lej., *Prunella vulgaris*, *Rhinanthus major* Ehrh., *Stellaria graminea* L., *Veronica gentianoides* Vahl.

Степи формации Festuceta rupicolae по сравнению с предыдущими занимают более сухие экотопы, главным образом вершины и некрутые склоны увалов со смытыми или хорошо развитыми горностепными черноземами мощностью от 10 до 80 см. Травостой их густой (80—100%) и обычно не превышает 25—30 см. Как содоминанты (25—30%) в нем выступают *Carex humilis*, *Zerna cappadocica*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *Teucrium chamaedrys*, *T. jailae*, *Hypericum linarioides*, *Thymus hirsutus*, *T. jailae*, *T. dzevanoskyi*. Постоянно, но с проективным покрытием до 1—5% встречаются *Asperula caespitans* Juz., *Carex michelii* Host, *C. tomentosa* L., *Galium verum*, *Potentilla depressa*, *Allium jailae* Vved., *Anthyllis biebersteiniana* (Taliev) Popl., *Alyssum rostratum* Stev., *Hieracium cymanthum* (N. P.) Juxip, *Potentilla angustifolia* DC., *Antennaria dioica*, *Veronica taurica* Willd. Луговые виды уже не принимают большого участия в образовании травостоя. В целом травостой этих степей беднее видами, чем предыдущих. Он сильно изменен и сформировался под влиянием выпаса.

Наиболее ксерофитными являются степи формации Cariceta humilis, формирующиеся на склонах до 30° и вершинах увалов с горно-степными маломощными и малоразвитыми черноземами. Они характеризуются более редким, чем у предыдущих степей, травостоем (80—90%) высотой от 10 до 40 см. Кроме доминанта (20—60%), значительное участие в его образовании принимают содоминанты (20—40%) *Festuca rupicola*, *Zerna cappadocica*, *Helianthemum stevenii*, *Asperula caespitans*, *Genista albida* Willd. Постоянно, но с незначительным покрытием (1%) встречаются *Alopecurus vaginatus*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Draba cuspidata*, *Andropogon ischaemum*, *Elytrigia strigosa*, *Filipendula vulgaris*, *Hypericum linarioides*, *Medicago falcata*, *Koeleria lobata* (Bieb.) Roem. et Schult., *Potentilla depressa*, *Allium saxatile*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Antennaria dioica*, *Cytisus polytrichus* Bieb., *Centaurea declinata*, *Euphorbia petrophila* C. A. Mey., *Galium tauricum*, *G. verum* s. l., *Inula ensifolia*, *Paronychia cephalotes* (Bieb.) Bess., *Sideritis taurica* Steph. ex Willd., *Veronica taurica* и другие виды.

Фриганоидная растительность занимает каменистые обнажения склонов, вершины увалов и узких гребней с сильно смытыми почвами. Она дизъюнктивно распространена среди степей, с которыми образует переходные группировки. Фриганоидная растительность представляет собой изреженные ценозы (проективное покрытие 40—50%), образованные низкорослыми кустарниками, кустарничками и полукустарничками с участием травянистых растений, характерных для степей и каменистых обнажений. Видовой состав ее довольно постоянен, хотя в целом по сравнению со степной растительностью преобладание какого-либо одного вида менее выражено. Доминантами этой растительности в различных ценозах бывают сразу несколько или один из следующих видов: *Teucrium chamaedrys*, *T. jailae*, *Asperula caespitans*, *Cytisus polytrichus*, *Genista albida*, *Helianthemum orientale* (Grosser) Juz. et Pozd., *H. stevenii*, *Thymus hirsutus*, *T. jailae*, *T. dzevanoskyi*, *T. pseudohumillimus*. Постоянно (с проективным покрытием 1—5%) встречаются *Alopecurus vaginatus*, *Anthyllis biebersteiniana*, *Draba cuspidata*, *Festuca rupicola*, *Galium tauricum*, *Gentiana cruciata* L., *Koeleria lobata*, *Paronychia cephalotes*.

Богатая растительность заповедника выступает в роли мощного гидрологического, противоэрозионного, рекреационного и климатического фактора, который играет определяющую роль в поддержании экологического равновесия всей курортной зоны общесоюзной здравницы — Большой Ялты. В связи с этим уже в ближайшие годы необходимо организовать на базе заповедника и прилегающих к нему территорий Крымский биосферный заповедник.

ЛИТЕРАТУРА

Вальтер Г. (1974). Растительность земного шара. Т. 2. — Васильев В. Ф. (1931). К характеристике можжевеловых лесов Крыма. Журн. русск. бот. общ., 16, 4. — Голубев В. Н. (1971). Сравнительная биоморфологическая характеристика луговой степи в разных географических условиях. Бюлл. Гос. Никит. бот. сада, в. 1 (15). — Голубев В. Н. (1972). Принцип построения и содержания линейной системы жизненных форм покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биол., 77, 6. — Гребенщиков О. С. (1957). Вертикальная поясность растительности в горах восточной части Западной Европы. Бот. журн., 42, 6. — Гребенщиков О. С. (1970). О поясности растительного покрова в горах Средиземноморья в широтной полосе 35—40° с. ш. Пробл. бот., 12. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. Изв. Аз. фил. АН СССР, 1. — Дидух Я. П. (1976). Низкоосоково-сосновые [Pinetum caricosum (humilis)] сообщества Горного Крыма. В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев. — Дідух Я. П. (1977). Систематична структура флори Ялтинського гірсько-лісового державного заповідника. Укр. бот. журн., 34, 2. — Заки М. А., В. М. Шмидт. (1973). О систематической структуре флор стран Южного Средиземноморья. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 9. — Иваненко Б. И. (1948). Дубравы Крыма. Лесн. хозяйство, 3. — Исмаилов М. И. (1974). Ботанико-географический обзор можжевельников в связи с их происхождением и развитием. В кн.: Вопросы экологии и географии растений. Душанбе. — Камелин Р. В. (1973). Флоро-генетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1975). — Крылова И. Л. (1953). Очерк растительности верхней границы леса в горах Крыма. Тр. Крым. фил. АН СССР, Ботаника, 8. — Лавренко Е. М. (1958). О положении лесной части Кавказа в системе ботанико-географического районирования Палеарктики. Бот. журн., 43, 9. — Лавренко Е. М. (1970). Провинциальное разделение центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. журн., 55, 12. — Ларина Т. Г. (1972). О грабиннике и грабинниковых сообществах Крыма. Экология, 5. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова. (1972). Об охране редких и ценных растений флоры Крыма. Бот. журн., 57, 3. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова. (1973). Ценные редкие и исчезающие растения флоры Крыма, подлежащие заповедной охране. Бот. журн., 58, 1. — Лукс Ю. А., И. В. Крюкова, Л. А. Привалова. (1975). Растения флоры Крыма, рекомендуемые для заповедной охраны. Бюлл. Гос. Никит. бот. сада, вып. 3 (28). — Малеев В. П. (1933). Можжевеловый лес на мысе «Мартьян» в Южном Крыму. Бот. журн., 18, 6. — Малеев В. П. (1940). Основные этапы истории растительности Средиземноморья в четвертичный период. Изв. ВГО, 72, 2. — Малеев В. П. (1948). Растительность Южного Крыма. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 25, 1—2. — Малышев Л. И. (1972). Флористические спектры Советского Союза. В кн.: История флоры и растительности Евразии. — Мешков А. Р. (1953). Очерк истории флоры и растительности Черноземного центра. Изв. Воронеж. пединст., 13, 1. — Овчинников П. Н. (1940). К истории растительности юга Средней Азии. Сов. бот., 3. — Овчинников П. Н. (1948). Основные моменты происхождения горных степей. Сообщ. Тадж. фил. АН СССР, 3. — Поплавская Г. И. (1948). Растительность Горного Крыма. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 5. — Рубцов Н. И. (1958). Краткий обзор типов-растительности Крыма. Бот. журн., 43, 4. — Рубцов Н. И. (1959). Краткий обзор эндемов флоры Крыма. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 29. — Рубцов Н. И. (1965). — О саванноидном типе растительности в Крыму. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. — Рубцов Н. И., И. Н. Котова, Л. В. Махаева. (1966). Растительный покров. В кн.: Ресурсы поверхностных вод СССР, т. 6. Украина и Молдавия. Крым, вып. 4. — Рубцов Н. И., Л. А. Привалова. (1970). К итогам таксономической обработки флоры Крыма. Бот. журн., 55, 6. — Рубцов Н. И., Л. А. Привалова, И. В. Крюкова. (1961). Краткий биоэкологический анализ флоры Крыма. Бот. журн., 46, 8. — Серебряков И. Г. (1964). Жизненные формы высших растений. В кн.: Геоботаника, 13. М.—Л. — Сочава В. Б. (1949). О происхождении буковых лесов Кавказа. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Станков С. С. (1933). Основные черты в распределении растительности Южного берега Крыма. Бот. журн., 18, 1—2. — Станков С. С. (1939). О нагорных и степных ксерофитах Южного Крыма в связи с географической изменчивостью можжевеловых лесов между Ласпи и Карадагом. Бот. журн., 24, 5—6. — Станков С. С. (1941). Еще о географической изменчивости можжевеловых лесов Южного берега Крыма между Ласпи и Карадагом. Бот. журн., 26, 2—3. — Станюкович К. В. (1973). Растительность гор СССР. — Стоянов Н. (1956). Ботанически бележки върху Крым. Изв. на ботанич. Инст. БАН, 5. — Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. ин-та АН АрмССР, 4. — Толмачев А. И. (1958). Некоторые основные представления флорогенетики. Делегат. съезд ВБО (Тезисы докл.), 3, — Толмачев А. И. (1970). О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. Вестн. ЛГУ, сер. биол., 15. — Толмачев А. И. (1974). Введение в географию растений. — Тумаджанов И. И. (1961). История лесов Северного Кавказа в голоцене. В кн.: Вопросы голоцена. Вильнюс. — Чернова Н. М. (1951). Растительный покров западных яйл Крыма и их хозяйственное использование. Тр. Гос. Никит. бот. сада, 25, 3. — Чопик В. І. (1976). Выисокогірна флора Українських Карпат. — Шеляг-Сосонко Ю. Р. (1971). Фитоценотическая характеристика *Querceta roboris*. Украины. Дис. Л. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Я. П. Дидух. (1975а). О состоянии и перспективах исследования флоры Украины. Бот. журн., 60, 8. — Шеляг-Сосонко Ю. Р., Я. П. Дідух. (1975б). Рідколісся ялівцю високого (Junipereta excelsae) Криму та аналіз їх флори. Укр. бот. журн., 32, 6. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. — Юрцев Б. А. (1974). Дискуссия на тему «Метод конкретных флор в сравнительной флористике». Бот. журн., 59, 9. — Юрцев Б. А. (1975). Некоторые тенденции развития метода конкретных флор. Бот. журн., 60, 1. — Юрцев Б. А. (1976). Жизненные формы: один из основных объектов ботаники. В сб.: Проблемы морфологии и экологии растений. М. — Adamović L. (1901). Die Sibljak-Formation. ein wenig bekanntes Büschwerk der Balkanländer. Englers. Bot. Jahr., 31, Leipzig. — Borhidi A. (1965). Die Zönologie des Verbandes Fagion illyricum. Systematische Teil. Acta Bot. Acad. Scien. Hung., 11, 2. — Clayton W. D. (1974). The logarithmic distribution of Angiosperm families. Rev. Büll., 29, 2. — Czeczott H. (1937).

The distribution of some species in Northern Asia Minor and the problem Pontide. Mitteil. König. Nat. Inst. Sofia, 10. — Czeczott H. (1938—1939). A contribution to the knowledge of the flora and vegetation of Turkey. Repert. specior. nov., 107. — Debreczy L. (1968). Der Flaumeichen-Hochwald (Orno Quercetum pannonicum) des Balaton-Oberlandes. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 14, 3—4. — Fekete G. (1959). Angaben zur Zönologie der moesischen Schwarzföhrenwälder. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 5, 3—4. — Horvat I. (1954). Pflanzengeographische Gliederung Südosteneuropas. Vegetatio, Acta Geobot., 5—6. — Jakucs P. (1961). Die phytozönologischen Verhaltnisse der Flaumeichen-Büschwälder Südostmitteleuropas. Budapest. — Markgraf F. (1934). Genetische Beziehungen der Mittelmeerflora. Ber. deutsch. bot. Ges., 52. — Markgraf F. (1942). Die Südgrenze mitteleuropaischer Vegetation auf der Balkanhalbinsel. Ber. deutsch. bot. Ges., 60. — Markgraf F. (1959). Höhenstuffen der Waldvegetation im ostmediterranen Raum. Ber. über geobot. Forsch. Rüb. Zür. — Meusel H. (1965). Die Gliederung Europas in Florenregionen und Florenprovinzen auf floristischen Grundlage (Zusammenfassung). Rev. Roum. Biol., ser. Bot., 10, 1—2. — Meusel H., E. Jäger, E. Weinert. (1965). Vergleichende Chorologie der zentraleuropaischen Flora. Jena. — Pedrotti F. (1969). Einführung in die Vegetation des Zentral-Apennins. Mitteil. der ost.-din. Pflanz., Camerino, 9. — Raven P. H. (1973). The evolution of Mediterranean floras. Medit. type Ecosyst., 7. — Regel C. (1948). Vegetationsprobleme aus der Ostmediterranis. Ber. Schweiz. bot. Ges., 58. — Rikli M. (1943, 1946). Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer, 1—2. — Schichtl H. M. (1967). Die Wälder der anatolischen Schwarzföhre (*Pinus nigra* Arn. var. *pallasiana* Asch. et Graeb.) in Kleinasien. Mitteil. der ost. - din. Pflanz., 7. — Schmid E. (1936). Die Reliktföhrenwälder der Alpen. Beitr. zur geobot. Land. Schweiz., 21. — Schmid E. (1949). Prinzipen der natürlichen Gliederung der Vegetation des Mediterrangebietes. Ber. der Schweiz. bot. Ges., 59. — Schwarz O. (1936). Die Vegetationverhältnisse Westanatoliens. Bot. Jahrbüch. für System., Pflanzenges. und Pflanzengeogr., 67, 4. — Soó R. (1968). The history of the vegetation of Hungary. Collect. bot., 7, 2. — Wagenitz G. (1957). Zur Kenntnis der Flora und Vegetation Anatoliens (Ergebnisse einer Reise im Herbst 1957). Willdenowia. Mitteil. aus dem Bot. Gart. und Muz. Ber.-Dah. früh. Natiz., 3, 2. — Walter H. (1943). Die Krim (Klima, Vegetation und landwirtschaftliche Erschliessung). — Walter H. (1956). Vegetationsgliederung Anatoliens. Flora, 143. — Zohary M. (1973). Geobotanical foundations of the Middle East. 1, 2.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 20 VII 1976.

SUMMARY

The reservation organized in 1973 occupies the southern macroslope of the Main Crimean ridge in the region of Big Yalta and a part of the Ai-Petri mountain pasture. Its area covers 14, 230 hectars, 70% of which are occupied by forests. They are represented by formations of Junipereta excelsae, Querceta pubescentis (the lower forest belt up to 400—450 m above the sea level); Pineta pallasianae, Querceta petraeae (the middle belt up to the height of 800—950 m above sea level); Pineta sosnovskyi, Carpineta betulis and Fageta orientalis (the upper forest belt up to a height of 1300 m above sea level). The ridge peak is occupied mainly by formations of Zerneta cappadocicae, Festuceta rupicolae and Cariceta humilis.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.08 : 0.31.542

В. А. Демьянов

МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД

V. A. DEMYANOV. METOD OF INVESTIGATION OF PHYTOGENIC FIELD OF ARBOREOUS SPECIES

В редколесьях и рединах на крайнем северном пределе распространения древесной растительности изучалось фитогенное поле лиственницы Гмелина. Результаты исследования показали, что средообразующее воздействие лиственницы на растения нижних ярусов проявляется на расстоянии до 3—4 м от ее ствола.

В настоящее время утвердилось мнение о том, что растения в процессе своей жизнедеятельности изменяют условия среды в пределах некоторого пространства — «фитосферы» (Быков, 1957), «фитогенного поля» (Уранов, 1965), «эдасферы» (Быков, 1970, 1973) — и тем самым оказывают влияние на находящиеся рядом растения. Это воздействие осуществляется путем перехвата элементов питания в почве, затенения и т. д. Фитогенные поля имеют различные размеры у особей разных видов и у растений одного и того же вида, произрастающих в разных географических районах.

В большинстве случаев фактические данные о средообразующем воздействии видов, приводимые в литературе, получены в результате единичных наблюдений или путем постановки лабораторных экспериментов. Исследования размеров фитогенных полей проводилось Л. А. Абрамовой и К. А. Коняевым (1970), А. А. Урановым и Н. Ф. Михайловой (1974), Н. Ф. Михайловой (1975); отдельные сведения о протяженности фитогенных полей растений можно найти в работах В. Д. Лопатина (1960), Н. А. Миняева (1963), Н. Н. Лащинского и Э. Х. Гинзбурга (1972), Н. Н. Лащинского (1975). В. И. Василевич (1972) в обзоре, посвященном методам геоботанических исследований, указывает на явно недостаточную разработку этой проблемы.

Наша работа выполнена в лесном массиве Ары-Мас на Таймыре, который является одним из наиболее северных лесных массивов на нашей планете (Толмачев, 1931; Тюлина 1937; Норин и др., 1971).

Задача нашего исследования заключалась в определении влияния на среду лиственницы Гмелина, установлении величины ее фитогенного поля, а также в определении изменения напряженности фитогенного поля по мере удаления от дерева. Решение такой комплексной задачи осложнялось отсутствием разработанной методики подобного рода исследований.

Для выяснения характера взаимоотношений между растениями в естественных условиях наиболее приемлем метод построения кривых сопряженности (Уранов, 1935, 1955, 1968). Но для целей нашего исследования, в частности для определения параметров фитогенного поля отдельной особи, этот метод не подходит.

В последнее время все больше привлекают внимание исследователей бесплощадочные методы изучения состава и строения растительных сообществ (Curtis, McIntosh, 1951; Clarc, Evans, 1955; Cottam, Curtis, 1956;

Pielou, 1961, 1962a, 1969; Yarranton, 1966; Злобин, 1971, 1976). Это объясняется тем, что такие методы сокращают время исследования, так как не требуют предварительного установления размеров учетных площадок в зависимости от характера и густоты изучаемого травостоя (Cottam, Curtis, 1956; Kershaw, 1964). При этом можно вообще обходиться без применения учетных площадок, проводя свои исследования на трансектах.

В лесотундре, где для растений существенное значение имеют даже небольшие различия в условиях среды, зависящих, например, от нанорельефа (Норин, Рахманина, 1963), бесплощадочные методы изучения состава и строения растительного покрова приобретают особенно большое значение. Одним из таких методов является метод «ближайшего соседа», разработанный Е. Пилу (Pielou, 1961, 1962a, б, 1969). Метод основывается на положении о том, что виды, не проявляющие активного биологического взаимодействия с особями изучаемого вида, должны встречаться в качестве его ближайших соседей с вероятностью, соответствующей его обилию в ценозе. Эта частота и соответствующая ей вероятность могут быть определены. Статистически существенное отклонение фактической частоты встречаемости ближайших видов-соседей от ожидаемой частоты следует рассматривать как следствие «притягивания» или «отталкивания» особей в результате их взаимодействия. Используя модификацию этого метода, предложенную Ю. А. Злобиным (1976), мы разработали метод определения радиуса фитогенного поля отдельной особи.

В основу метода положено соображение, что условия среды в пределах фитогенного поля должны отличаться от таковых вне его, что не может не отразиться на численности и размещении растений, находящихся рядом. Исходя из этого положения на разном удалении от дерева определялась ассоциированность пар видов растений, которые выступали в качестве измерителей среды — фитометров (Уранов, Михайлова, 1974). Под межвидовой ассоциированностью, или сопряженной встречаемостью (Уранов, 1968; Злобин, 1971, 1976), мы понимаем явление пространственной неслучайности в размещении одного вида по отношению к другому. Можно предположить, что сопряженная встречаемость видов, отражая характер межвидовых отношений, должна меняться для одной и той же пары видов-фитометров в фитогенном поле изучаемого растения в соответствии с изменением напряженности фитогенного поля (по мере удаления от его центра).

Для изучения изменения напряженности фитогенного поля лиственницы и определения его границ в рединах и редколесьях в разных направлениях от выбранных нами деревьев закладывали линейные трансекты. Каждый трансект разбивали на отрезки длиной в 1 м. Такое «строение пробы» соответствует представлению о радиально-поясной структуре области влияния растения на среду (Мазинг, 1965, 1973). При этом мы предположили, что принятый в исследовании размер «шага» (1 м) окажется достаточным, чтобы уловить постепенное изменение условий среды в сфере влияния отдельного дерева. На этих трансектах определяли частоту фактической встречаемости *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* с видами-соседями, которыми были *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, *Cassiope tetragona*, *Dryas punctata*. Затем определяли частоту ожидаемой встречаемости этих видов по отношению к случайным точкам, взятым на тех же метровых отрезках. На основе полученных данных рассчитывали индекс ассоциированности (Злобин, 1976) для изучаемых пар видов на разном удалении от источника фитогенного поля.

Частоту фактической встречаемости определенного числа n особей изучаемого вида K с особями видов-соседей A, B, C. . . N на каждом метровом отрезке, взятом по всей длине линейного трансекта (рис. 1), определяли путем выявления ближайших к особям вида K растений по всем радиусам от точек их местонахождения. В дальнейшем на основании полученных данных рассчитывали вероятность фактической встречае-

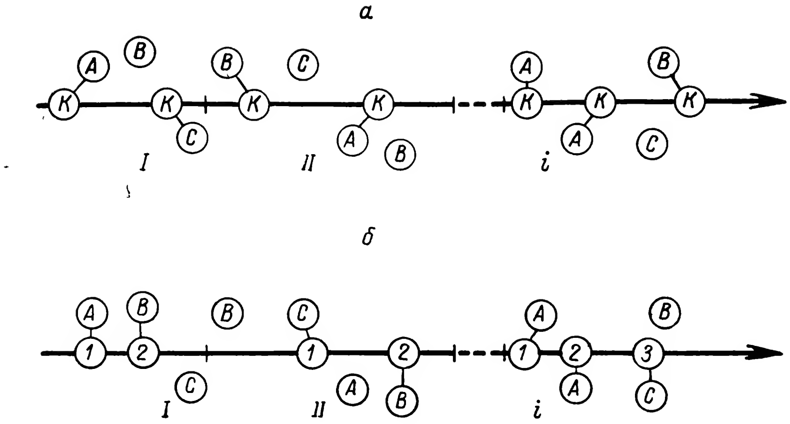


Рис. 1. Модельный пример для определения ближайших растений-соседей, относящихся к видам A, B, C. . . особей изучаемого вида (K_1, K_2, K_3. . .K_i) и случайных точек (*1*, *2*, *3*. . .), расположенных на метровых отрезках одного и того же трансекта.

а — особи вида K образовали с ближайшими растениями-соседями последовательность *KA*, *KC*, на первом метровом отрезке *I*, *KB*, *KA* — на втором метровом отрезке *II*, *KA*, *KA*, *KB* — на i-ом метровом отрезке. *б* — случайные точки на тех же метровых отрезках трансекта образовали последовательность *1A*, *2B* — на первом отрезке *I*, *1C*, *2B* — на втором отрезке *II*, *1A*, *2A*, *3C* — на i-м отрезке трансекта.

мости P'_i изучаемого вида K с каждым из видов-соседей на метровых отрезках по всей длине линейного трансекта по формуле

$$P'_i = \frac{n'_i}{s_i},$$

где P'_i — вероятность фактической встречаемости изучаемой пары видов, n'_i — частота совместных встреч особей вида K с особями других видов — его ближайших соседей, s_i — число регистраций на каждом метровом отрезке. Например, можно построить трансект, который будет содержать i метровых отрезков, причем на первом (считая от ствола) отмечено 10, на втором — 15, на i-м — 25 особей вида K. Допустим, что на первом отрезке было шесть случаев, когда ближайшим соседом особей вида K оказалась особь вида A, в двух случаях — особь вида B и особь вида C; на втором отрезке — в десяти случаях особь вида A, в трех случаях — особь вида B и в двух случаях — особь вида C; на i-м отрезке ближайшее соседство особей изучаемых видов A, B, C с особями вида K составило соответственно 15, 6 и 4 случаев. Тогда вероятности фактической встречаемости составят для пар видов K_1A_1, K_1B_1, K_1C_1 на первом отрезке

$$\frac{6}{10} = 0.60, \quad \frac{2}{10} = 0.20, \quad \frac{2}{10} = 0.20;$$

для пар видов K_2A_2, K_2B_2, K_2C_2 на втором отрезке

$$\frac{10}{15} = 0.67, \quad \frac{3}{15} = 0.20, \quad \frac{2}{15} = 0.13;$$

для пар видов K_iA_i, K_iB_i, K_iC_i на i-м отрезке

$$\frac{15}{25} = 0.60, \quad \frac{6}{25} = 0.24, \quad \frac{4}{25} = 0.16.$$

Частота ожидаемой встречаемости (n_i) для каждого вида устанавливалась путем регистрации ближайших соседей случайных точек на каждом из метровых отрезков вдоль того же трансекта, а вероятность ожидаемой встречаемости P_i рассчитывалась по формуле

$$P_i = \frac{n_i}{s_i},$$

где P_i — вероятность ожидаемой встречаемости особей видов A, B, C с выбранными нами случайными точками на каждом метровом отрезке, n_i — число совместных встреч этих видов со случайными точками, s_i — число регистраций на каждом отрезке. Если при использовании 10 случайных точек на первом отрезке их ближайшее соседство с особями вида A составило 5 случаев, с особями вида B — 2 случая и с особями вида C — 3 случая, на втором отрезке при использовании 15 случайных точек их ближайшее соседство с особями этих же видов было соответственно 10, 4 и 1 случаев и на i-м отрезке при использовании 25 случайных точек их ближайшее соседство с особями изучаемых видов было 10, 11 и 4 случаев, то ожидаемые вероятности составят на первом отрезке

$$\frac{5}{10}=0.50,\quad \frac{2}{10}=0.20,\quad \frac{3}{10}=0.30;$$

на втором отрезке

$$\frac{10}{15}=0.67,\quad \frac{4}{15}=0.27,\quad \frac{1}{15}=0.06;$$

на i-м отрезке

$$\frac{10}{25}=0.40,\quad \frac{11}{25}=0.44,\quad \frac{4}{25}=0.16.$$

Зная вероятность фактической встречаемости (P'_i) особей видов A, B, C с особями вида K на разном удалении от дерева и вероятность ожидаемой встречаемости (P_i) особей этих же видов по отношению к случайным точкам и принимая в качестве исходного условия амплитуду изменения индекса ассоциированности от -1 до $+1$, можно вычислить индекс ассоциированности видов на разном удалении от источника фитогенного поля по формулам, предложенным Злобиным (1976),

а) для случаев положительной ассоциированности

$$A_i=\frac{P'_i-P_i}{P'_i};$$

б) для случаев отрицательной ассоциированности

$$A_i=\frac{P_i-P_i}{P_i}.$$

В нашем примере межвидовая ассоциированность, определяемая для K_1A_1, K_1B_1, K_1C_1, будет равна соответственно

$$(0.60-0.50)/0.60=0.17,\quad (0.20-0.20)/0.20=0,\quad (0.20-0.30)/0.30=-0.33;$$

для пар K_2A_2, K_2B_2, K_2C_2

$$(0.67-0.67)/0.67=0,\quad (0.20-0.27)/0.27=-0.26,\quad (0.13-0.06)/0.13=0.52;$$

и для пар K_iA_i, K_iB_i, K_iC_i

$$(0.60-0.40)/0.60=+0.33,\quad (0.24-0.44)/0.44=-0.46,\quad (0.16-0.16)/0.16=0.$$

Таким образом, можно определить индекс ассоциированности для любой пары видов в фитогенном поле изучаемого растения. Для значений индекса, полученных на равноудаленных от источника фитогенного поля метровых отрезках трансектов, рассчитывали доверительные интервалы по методу Н. А. Плохинского (1972). Установлено, что для одних пар видов ассоциированность по мере удаления от источника поля возрастает, для других, наоборот, — убывает, поэтому было принято целесообразным в качестве характеристики напряженности поля использовать величину ΔA, отражающую изменение ассоциированности изучаемых пар видов по мере удаления от ствола дерева,

$$\Delta A=|A_2-A_1|,$$

где A_1 и A_2 — значения индекса ассоциированности, полученные для соседних метровых отрезков. Например, для *Carex ensifolia* ssp. *arctisi-*

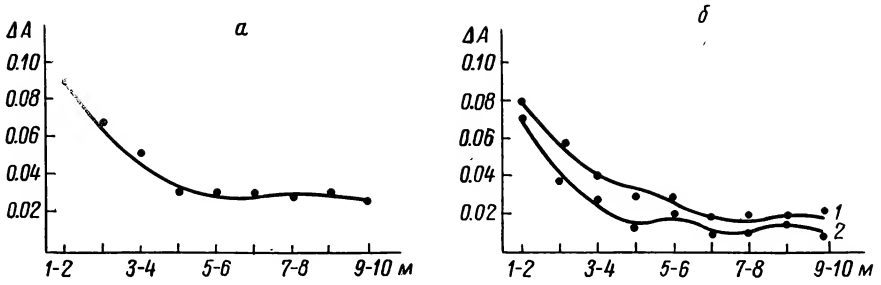


Рис. 2. Изменение ассоциированности некоторых видов травяно-кустарничкового яруса по мере удаления от ствола дерева.

а — *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus* с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *б* — *Cassiope tetragona* с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (*1*), *Dryas punctata* с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* (*2*).
На оси абсцисс — расстояние от ствола (м), *на оси ординат* — изменение ассоциированности (ΔA).

birica и *Cassiope tetragona* ассоциированность на первом (считая от ствола) метровом отрезке составила 0.60, на втором — 0.40 и на третьем — 0.50, тогда разница в величинах индекса ассоциированности ΔA, определяемого на этих метровых отрезках, соответственно составит: между первым и вторым — $|0.40-0.60|=0.20$, между вторым и третьим — $|0.50-0.40|=0.10$.

Рассмотрим на примере *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* и *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus*, как изменяется ассоциированность видов травяно-кустарничкового яруса в фитогенном поле лиственницы. По мере удаления от центра поля (за центр поля во всех случаях мы принимаем ствол дерева) разница в величинах индекса ассоциированности, определяемого последовательно для каждого метрового отрезка по всей длине линейного трансекта, уменьшается, причем разница в величинах индекса, определяемого на первых трех-четырех отрезках (считая от ствола), велика (доверительный уровень разницы соседних средних величин не менее 95% по критерию Стьюдента). При большем удалении от дерева не наблюдается сколько-нибудь заметного изменения степени ассоциированности этих видов (рис. 2, *а*). Неслучайность положения границы достоверных изменений значений коэффициента ассоциированности изучаемой пары видов подтверждается тем, что сходные результаты были получены при изучении изменения ассоциированности *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* с *Cassiope tetragona* и *Dryas punctata* (рис. 2, *б*).

Использование нашей методики для изучения фитогенных полей древесных пород дает возможность не только установить радиус воздействия отдельной особи на среду, а через нее и на другие растения, находящиеся рядом, но и определить величину пространства, в пределах которого эта особь оказывает наиболее сильное влияние на растения других ярусов. Как видно из рис. 2, *а*, *б*, наиболее резкое изменение ассоциированности изучаемых видов наблюдается на расстоянии 1—2 м от ствола, что соответствует проекции кроны, и это обусловливается, вероятно, скачкообразным, резким изменением напряженности поля при переходе от внутренней его части к внешней.[1] Оно отражается не только на изменении сопряженной встречаемости видов, но и на интенсивности взаимодействия между ними (Демьянов, 1977).

Установив характер зависимости между сопряженной встречаемостью видов и расстоянием их местоположения от дерева и определив радиус фитогенного поля, мы попытались выяснить, как изменяется ассоциированность видов по радиусу фитогенного поля при разном расстоянии между соседними деревьями. Оказалось, что при расстоянии 4—7 м^2 между соседними деревьями (при движении от центра поля одного дерева

---

[1] Согласно А. А. Уранову (1965), фитогенные поля растений имеют две несхожие между собой части — внутреннюю, лежащую в пределах общего контура растения, и внешнюю — лежащую вне его.

ТАБЛИЦА 1

Изменение ассоциированности ΔA *Vaccinium vitis-idaea* var. *minus* с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* на трансекте между соседними деревьями в редколесье

Расстояние между деревьями, м	Изменение ассоциированности								
	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10
4	0.06	0.03	0.09						
5	0.14	0.06	0.05	0.16					
6	0.05	0.03	0.01	0.03	0.05				
7	0.09	0.12	0.09	0.08	0.11	0.13			
8	0.12	0.07	0.04	0.03	0.04	0.06	0.11		
9	0.09	0.08	0.05	0.01	0.02	0.02	0.04	0.06	
10	0.16	0.12	0.08	0.04	0.01	0.05	0.08	0.13	0.17

Примечание. Здесь и в табл. 2 подчеркнутые величины — достоверные значения ΔA.

к центру поля соседнего дерева) ассоциированность видов резко меняется (табл. 1,2).[2]

Наблюдающемуся явлению можно дать следующее объяснение: при небольших, равных не более двум радиусам фитогенного поля расстояниях между соседними деревьями возникает смыкание их фитогенных полей, в результате чего растения подчиненных ярусов на всем пространстве между соседними деревьями будут испытывать воздействие со стороны источников фитогенных полей. Если же это расстояние будет больше, чем два радиуса фитогенного поля, то произойдет разрыв полей рядом стоящих деревьев. В этом случае при движении от центра поля одного дерева к центру поля соседнего дерева наблюдается вначале резкое изменение ассоциированности видов, начиная же с 3—4 м (табл. 1, 2) изменения ассоциированности почти не происходит, при приближении к соседнему дереву она вновь начинает возрастать.

Проведенное исследование показало, что радиус фитогенного поля лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе ее распространения составляет 3—4 м. Имеющийся в нашем распоряжении материал пока не позволяет более точно определить, где оканчивается влияние дерева на растения нижних ярусов. Однако из приведенных графиков и таблиц видно, что некоторым «переходным» в этом смысле является участок от 2 до 5 м.

Обнаруженное нами изменение численности видов подчиненных ярусов

ТАБЛИЦА 2

Изменение ассоциированности ΔA *Dryas punctata* с *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica* на трансекте между соседними деревьями в редине

Расстояние между куртинами, м	Изменение ассоциированности								
	1—2	2—3	3—4	4—5	5—6	6—7	7—8	8—9	9—10
5	0.30	0.14	0.02	0.17					
6	0.12	0.05	0.01	0.06	0.12				
7	0.04	0.02	0	0.01	0.03	0.04			
8	0.20	0.14	0.08	0.02	0.04	0.10	0.16		
9	0.07	0.04	0.02	0	0.03	0.05	0.08	0.10	
10	0.07	0.04	0.03	0.01	0.01	0.03	0.05	0.06	0.09

---

[2] Изменение ассоциированности видов травяно-кустарничкового яруса под влиянием фитогенных полей соседних деревьев изучалось на трансектах разной протяженности — от 4 до 10 м.

в пределах сферы влияния одного дерева при работе обычными методами (глазомерный учет проективного покрытия видов) уловить практически не удается, так как мозаика растительного покрова в редколесьях, и особенно в рединах, в значительной мере обусловливается влиянием факторов внешней среды, поэтому, несмотря на трудоемкость, этот метод заслуживает внимание фитоценологов и может быть использован для изучения структуры фитогенных полей многих древесных пород — эдификаторов лесных фитоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. А., К. А. Коняев (1970). Статистическое описание размещения растений в пределах однородного массива. Науч. докл. высшей школы. Биол. науки, 10. — Быков Б. А. (1957). Геоботаника. — Быков Б. А. (1970). Введение в фитоценологию. — Быков Б. А. (1973). Геоботанический словарь. — Василевич В. И. (1972). Количественные методы изучения структуры растительности. Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, 1. — Демьянов В. А. (1977). Влияние лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и рединах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72°30′ с. ш.). Бот. ж., 62, 9. — Злобин Ю. П. (1971). Межвидовые отношения и метод «ближайшего соседа». В кн.: Количественные методы анализа растительности, 2. Рига. — Злобин Ю. А. (1976). Исследование механизмов, определяющих межвидовые ассоциированности и фитоценотическую структуру растительного покрова. Бот. ж., 61, 4. — Лащинский Н. Н. (1975). О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья. Бот. ж., 60, 12. — Лащинский Н. Н., Э. Х. Гинзбург. (1972). К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. Изв. СО АН СССР, сер. биол. наук, 5, 1. — Лопатин В. Д. (1960). К вопросу об установлении объема ассоциации и выделении фитоценоза в натуре. Вестн. ЛГУ, сер. геол. и геогр., 18.— Мазинг В. В. (1965). Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. Изв. АН ЭССР, сер. биол., 1. — Мазинг В. В. (1973). Что такое структура биогеоценоза? В кн.: Вопросы биогеоценологии. М. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 4. — Михайлова Н. Ф. (1975). Размещение особей одного вида относительно особей другого вида-эдификатора (к проблеме фитогенного поля). Автореф. канд. дис. М. — Норин Б. Н., И. В. Игнатенко, А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус. (1971). Растительность и почвы лесного массива Ары-Мас (Таймыр). Бот. ж., 56, 9. — Норин Б. Н., А. Т. Рахманина. (1963). Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре. Бот. ж., 48, 10. — Плохинский Н. А. (1972). Ошибка репрезентативности выборочной средней при множественной характеристике объектов. В кн.: Математические методы в биологии. М. — Толмачев А. И. (1931). О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой. Тр. Полярн. комисс. АН СССР, 5. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительных ценозов. Уч. зап. фак. естеств. МГПИ, 1. — Уранов А. А. (1955). Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, отд. биол., 60, 3. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.—Л. — Уранов А. А. (1968). К вопросу о сопряженности растений в ценозе. В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М. — Уранов А. А., Н. Ф. Михайлова. (1974). Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюлл. МОИП, отд. биол., 79. — Clarc P. J., F. C. Evans. (1955). On some aspect of spatial pattern in biological population Science, 121. — Cottam G., J. T. Curtis. (1955). Correction for various exclusion angles in the random pair method. Ecology, 36, 4. — Cottam G., J. T. Curtis. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology., 37, 3. — Curtis J. T., R. P. McIntosh. (1951). An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, 32, 2. — Kershaw K. A. (1964). Quantitative and dynamic ecology. London. — Pielou E. C. (1961). Segregation and symmetry in two-species populations as studied by nearest-neighbour relationshyps. J. Ecol., 49, 2. — Pielou E. C. (1962a) Runs of one species with respect to another in transects thorough plant populations. Biometrics, 18, 4. — Pielou E. C. (1962б). The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. J. Ecol., 50, 2. — Pielou E. C. (1969). An introduction to mathematical ecology. — Yarranton G. A. (1966). A plotless method of sampling vegetation. J. Ecol., 54, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XII 1977.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 582.26

С. И. Генкал, Г. В. Кузьмин

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *STEPHANODISCUS* EHR. (*BACILLARIOPHYTA*)

S. I. GENKAL, G. V. KUZMIN. NEW TAXA OF THE GENUS *STEPHANODISCUS* EHR. (*BACILLARIOPHYTA*)

Изложены результаты светооптического и электронномикроскопического изучения панцирей новых таксонов рода *Stephanodiscus* Ehr. — *S. tenuis* var. *tener*, *S. triporus*, *S. perforatus*, *S. incognitus*.

Виды рода *Stephanodiscus* наряду с видами рода *Melosira* являются наиболее массовыми представителями планктона волжских водохранилищ. Обладая по сравнению с последними меньшими размерами, что дает им и селективное преимущество, они фотосинтезируют активнее и создают основную часть первичного органического вещества в водоеме.

Видовой состав этого рода в волжских водохранилищах был изучен довольно полно с помощью световой микроскопии (Кузьмин, 1972, 1976; Кузьмин, Елизарова, 1967; Кузьмин, Девяткин, 1975). Применение электронной микроскопии позволило не только дополнить эти сведения (Макарова и др., 1976; Кузьмин, Генкал, 1977), но и обнаружить ряд новых таксонов.

Помимо изучения собственного материала, мы обработали пробы из других водоемов, любезно предоставленные Г. Д. Левадной, Н. А. Легович, Г. С. Шилькрог, Т. А. Чекрыжевой, А. Е. Кузьминой.

1. Stephanodiscus tenuis Hust. var. tener Genkal et Kuzmin var. nov.

Cellulae solitariae. Valvae orbiculares, 7.6—14.4 μ in diam. (fig. 1, *1*, *2*, см. вклейку). Structura tenerrina e costis radialibus, 8—12 pro 10 μ, areolis multangularibus tesselatim dispositis seruatis (fig. 1, *3*), 30—40 pro 10 μ interpositis effarmata, centro areolis rosulam farmantibus, anulo strucrura destituto anctis, seriebus areolarum fere subito in duplices, ad marginam in multiplices (3—6) abeuntibus, facie inferiare velo tectis, ad limitem limbi rimoportula (fig. 1, *4*), ad marginem fultoportulis 7—16 praeditae (fig. 1, *5*), costis in spinas longas acutas desinentibus (fig. 1, *5*, *6*), limbo ex areolis radialiter seriatis constituto.

Typus. URSS: Rossia, aquatio Rybinskoje, VI 1975, S. I. Genkal; in Instituto Biologiae Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (regio Yaroslavlensis, pag. Borok) conservatur.

A varietate typica valvis minoribus costis pro 10 μ pluribas et forma areolarum differt.

Клетки одиночные. Створки круглые с очень нежной структурой, 7.6—14.4 мкм в диам. (рис. 1, *1*, *2*, см. вклейку). Структура створок представлена радиальными ребрами, 8—12 в 10 мкм, между которыми проходят ряды многоугольных ареол (рис. 1, *3*), 30—40 в 10 мкм, расположенных в шахматном порядке. В центре створки розетка ареол, окруженная бесструктурным кольцом. Ряды ареол от центра створки почти сразу переходят в двойные, а к краю становятся многорядными (3—6 рядов ареол). На границе с загибом створки расположен двугубый вырост (рис. 1, *4*). По краю створки 7—16 подпертых выростов (рис. 1, *5*). Ребра заканчиваются длинными острыми шипами (рис. 1, *5*, *6*). Загиб створки состоит из ареол, расположенных в радиальных рядах.

Тип. СССР: РСФСР, Рыбинское водохранилище, VI 1975, С. И. Генкал; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл., пос. Борок).

Отличается от типовой разновидности меньшим диаметром створок, бо́льшим количеством ребер в 10 мкм и многоугольными ареолами.

Встречается по всей Волге в небольшом количестве.

2. Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin sp. nov.

Cellulae solitariae, cylindricae humiles planae 3.7—10.6 μ in diam. (fig. 2, *1—6*, см. вклейку). Valvae structura e costis radialibus, 14—30 pro 10 μ areolis seriatis, 30—60 pro 10 μ, seriebus singulis ad marginem, 2 facie iuferiare velo tectis, ad limbum rumoportula (fig. 2, *7*) et fultoportulis anulatim dispositis, centro fultoportula poris tribus cinctis (fig. 2, *8*), costis in spinas.

Typus. URSS: Rossia, aquatio Volgogradskoje, июль 1969, S. I. Genkal. In Instituto Biologiae Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (regio Yaroslavlensis, pag. Borok) conservatur.

Клетки одиночные, низкоцилиндрические, плоские, 3.7—10.6 мкм в диам. (рис. 2, *1—6*, см. вклейку). Структура створок представлена радиальными ребрами, 14—30 в 10 мкм, между которыми находятся ареолы, 30—60 в 10 мкм. В центре створки ареолы расположены беспорядочно. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в двойные. На загибе створки один двугубый вырост (рис. 2, *7*) и кольцо подпертых. В центре створки подпертый вырост, окруженный тремя порами (рис. 2, *8*). Ребра заканчиваются шипами.

Тип. СССР: РСФСР, Волгоградское водохранилище, VII 1969, С. И. Генкал; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл., пос. Борок).

Родство. В световом микроскопе описываемый вид несколько напоминает *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* Grun. Так, по данным А. Грунова (Cleve, Grunow, 1880), диаметр створок этой разновидности 9—11 мкм, структура центра створок неразличима. Однако *S. triporus* резко отличается большим количеством ребер: 14—30 в 10 мкм (у var. *pusillus*, по Грунову, 10, по Клеве-Эйлер (Cleve-Euler, 1951), — 10—12 в 10 мкм). Наряду с этим *S. triporus* отличается от всех известных видов рода постоянным присутствием подпертого выроста с тремя порами.

Встречается по всей Волге, редко в Пестовском водохранилище и озерах Севан и Пертозере (Карелия).

3. Stephanodiscus perforatus Genkal et Kuzmin sp. nov.

Cellulae solitariae, cylindricae humiles, planae 2.5—10 μ in diam. Valvae structura e costis radialibus, 10—30 pro 10 μ, areolis magnis seriatis 25—60 pro 10 μ tesselatim dispositis interpositis (fig. 3, *1—6*, см. вклейку), seriebus singulis ad marginem 2—4, facie in feriare velo tectis ad limbum rimoportula (fig. 3, *7*) et fultoportulis 3—8 anulatim dispositis (fig. 3, *9*), centro fultoportula (fig. 3, *8*) paris duobus cinctis praeditae, costis in spinas crassos breves desinontibus (fig. 3, *6*), limbo ox areolis radialiter seriatis constituto.

Typus URSS: Rossia, aquatio Rybinskoje, VI 1975, S. I. Genkal. In Instituto Biologiae Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (regio Yaroslavlensis, pag. Borok) conservatur.

Affinitas. Species nostra structura valvae *S. hantzschii* Grun. in mentem revocat sed valva minare, structura crassa, costis pro 10 μ pluribus et fultoportula centrali differt.

Клетки одиночные, низкоцилиндрические, плоские, 2.5—10 мкм в диам, Структура створок представлена радиальными ребрами, 10—30 в 10 мкм, между которыми ряды крупных ареол, 25—60 в 10 мкм, расположенных в шахматном порядке (рис. 2, *1—6*, см. вклейку). В центре створки —

крупные беспорядочно расположенные ареолы. Ряды ареол одинарные к краю переходящие в многорядные (2—4 ряда ареол). На загибе створки двугубый вырост (рис. 3, *7*). В центре створки подпертый вырост, окруженный двумя порами (рис. 3, *8*). На загибе створки кольцо из 3—8 таких же подпертых выростов (рис. 3, *9*), из которых выходят щетинки до 40 мкм дл. Ребра заканчиваются короткими грубыми шипами (рис. 3, *6*). Загиб створки из ареол, расположенных в радиальных рядах.

Тип. СССР: РСФСР, Рыбинское водохранилище, VI 1975, С. И. Генкал; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл., пос. Борок).

Родство. Описываемый вид по структуре створки обнаруживает сходство с *S. hantzschii* var. *pusillus* Grun., но отличается от него меньшими размерами створок, грубой структурой, бо́льшим количеством ребер в 10 мкм. В световом микроскопе *S. perforatus* четко отличается от всех других мелкоклеточных видов этого рода крупными, хорошо заметными ареолами в центре створки.

Встречается в озерах Волдайском, Сиверском (Вологодской обл.) и Севан, реках Ангаре и Енисее, Шекснинском водохранилище.

4. Stephanodiscus incognitus Kuzmin et Genkal sp. nov.

Syn.: *Stephanodiscus hantzschii* Grun. in: Hustedt, 1927, modo icona fig. 194, a b, c; Huber-Pestalozzi, 1942, modo icona fig. 509, Забелина и др., 1951, рис. 58, 1.

Cellulae in filamentum ad 1000 μ (fig. 4, *1—3*, см. вклейку), planae, 8—11.4 μ in diam. (fig. 4, *4*). Valvae structura e costis radialibus, 16—20 pro 10 μ, areolis multangularibus tesselatim dispositis seriatis, 35—40 pro 10 μ interpositis effarmata, centro areolis rasulam farmantibus, anubo structura destituto anctis, seriebus singulis ad marginem 2, facie inferiare velo tectis, limbum rimoportula (fig. 4, *5*) et fultoportulis anulatis dispositis (fig. 4, *6*), centro fultoportula paris duobis cinctis praeditae, costis in spinas petalinas desinentibus (fig. 4, *7*), limbo ex areolis radialiter seriatis constituto (fig. 4, *6*).

Typus. URSS: Rossia, aquatio Rybinskoje, V, 1976, G. V. Kuzmin, S. I. Genkal; in Instituto Biologiae Aquarum Internarum Acad. Sci. URSS (regio Yaroslavlensis, pag. Borok) conservatur.

Клетки собраны в нити до 1000 мкм дл. (рис. 4, *1—3*, см. вклейку). Панцирь с двумя воротничковидными вставочными ободками. Створки плоские, 8—11.4 в диам. (рис. 4, *4*). Структура створок представлена радиальными ребрами, 16—20 в 10 мкм, между которыми ряды многоугольных ареол, 35—40 в 10 мкм, расположенных в шахматном порядке. В центре створки розетка ареол, окруженная бесструктурным кольцом. Ряды ареол одинарные, к краю переходящие в двойные. На загибе створки двугубый вырост (рис. 4, *5*) и кольцо подпертых выростов (рис. 4, *6*). Щетинки, выходящие из них, тонкие, легко обламывающиеся, до 25 мкм в дл. (рис. 4, *3*). В центре створки вырост, окруженный двумя порами. Все ребра заканчиваются лепествокидными соединительными шипами (рис. 4, *7*). Загиб створки из ареол, расположенных в радиальных рядах (рис. 4, *6*).

Тип. СССР: РСФСР, Рыбинское водохранилище, V 1976, Г. В. Кузьмин, С. И. Генкал; хранится в Институте биологии внутренних вод АН СССР (Ярославская обл., пос. Борок).

Родство. Описываемый вид по структуре обнаруживает сходство с *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, но отличается от него нитевидными колониями и лепестковидной формой шипов.

Примечание. В 1927 г. Р. Хустедт без достаточного обоснования объединил в один таксон *S. hantzschii* одноклеточные и колониальные формы (Hustedt, 1927 : 377, fig. 194a, b, c). Проведенное нами изучение нитчатых колониальных форм в световом и в электронном микроскопах показало, что они не имеют ничего общего с одноклеточными формами. Прежде всего резко отлично число штрихов в 10 мкм. В световой микроскоп штрихи видны плохо, но поскольку число штрихов соответствует числу шипов, которые отчетливо видны с поясковой стороны клетки, то легко удается подсчитать их число. Оно лежит в пределах 16—20 в 10 мкм, что вдвое превышает число штрихов в диагнозе Хустедта (8—10 в 10 мкм). Электронномикроскопическое исследование показало, что форма шипов и архитектоника створки также резко отличны от круга форм *S. hantzschii*.

Один из доминантов планктона Волги. Обильно развивается весной и в первой половине лета, преимущественно в местах с органическими загрязнениями (α-мезосапроб). По литературным данным, широко распространен в эвтрофирующихся водоемах Европы (Sladecek, 1963, 1973).

ЛИТЕРАТУРА

Забелина М. М., И. А. Киселев, А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова. (1951). Диатомовые водоросли. В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР, 4. М. — Кузьмин Г. В. (1972). Списки видов растений и животных Рыбинского водохранилища. Водоросли. В кн.: Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. — Кузьмин Г. В. (1976). Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища. В кн.: Биология, морфология и систематика водных организмов. Тр. Инст. биол. внутр. вод АН СССР, 31 (34). — Кузьмин Г. В., С. И. Генкал. (1977). Новая для СССР планктонная диатомея *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman. Гидроб. ж., 13, 2. — Кузьмин Г. В., В. Г. Девяткин. (1975). Видовой состав фитопланктона Иваньковского водохранилища. В кн.: Антропогенные факторы в жизни водоема. Л. — Кузьмин Г. В., В. А. Елизарова. (1967). Фитопланктон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в 1963—1965 гг. Тр. Инст. биол. внутр. вод. АН СССР, 15 (18). — Макарова И. В., Г. В. Кузьмин, Л. П. Рябкова. (1976). Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (*Bacillariophyta*). Нов. сист. низш. раст., 13. — Cleve P. T., A. Grunow. (1880). Beiträge zur Kenntniss der Arctischen Diatomeen. Svensk. Vet. Akad. Handl., 17, 2. — Cleve-Euler A. (1951). Die Diatomeen von Schweden und Finland. Kungl. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1, 1. — Huber-Pestalozzi G. (1942). Das phytoplankton des Susswassers. In: Thienemann's Binnengewasser, 16, 2, 2. — Hustedt P. (1927). Die Kieselalgen Deutschlands, Österreichs. Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, VII, 1. — Sladecek V. (1963). A guide to limnosaprobical organisms. In: Vysoke skoly chemicko-technologicke v Plaze. Technologie vody, 7 (2). — Sladecek V. (1973). System of water quality from the biological point of view. Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol., 7.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Ярославская обл., пос. Борок.

Получено 26 VII 1977.

УДК 576.16 : 582.89 : 479.224

И. Ф. Сацыперова

НОВЫЙ ВИД БОРЩЕВИКА *HERACLEUM NANUM* SATZYPEROVA (*APIACEAE*) ИЗ ПРЕДКАВКАЗЬЯ

I. F. SATZYPEROVA. NEW SPECIES *HERACLEUM NANUM* SATZYPEROVA (*APIACEAE*) FROM CISCAUCASIC REGION

На основании изучения гербарного материала, полевых и экспериментальных исследований описаны новый вид борщевика из Предкавказья — *Heracleum nanum* Satzyperova, а также новая разновидность близкого к нему вида *H. leskovii* Grossh. var. *angustilaciniatum* Satzyperova.

В настоящее время для Предкавказья известны три вида борщевика *Heracleum* L. из секции *Villosa* Manden. Один из них — *H. scabrum* Albov — встречается только в западной части, другой — *H. leskovii* Grossh. — в западной и центральной, а третий — *H. grandiflorum* Steven — в центральной и восточной частях Главного Кавказского хребта. Последние два вида являются викарными.

H. leskovii, как отмечает И. П. Манденова (1950, с. 59), «объединяет целую группу мелких форм, наиболее часто встречается форма с почти округлыми плодами, реже плоды овальные или обратнояйцевидные». И. Б. Сандина (1957), сравнивая анатомические особенности мерикарпиев, взятых с двух гербарных экземпляров *H. leskovii*, собранных в Предкавказье (склоны к левому берегу р. Аспидной, август 1930, Лесков, плоды округлые; там же, хр. Лагонаши по склону к р. Цице, август 1929, Лесков и Русалеев, плоды овальные), пришла к заключению, что эти экземпляры отличаются друг от друга по морфологическим и анатомическим признакам плодов.

В период с 1967 по 1977 г. во время неоднократных экспедиционных поездок на Кавказ [1] мы исследовали ряд популяций *H. leskovii* из Предкавказья и Закавказья и в каждой собрали плоды. Кроме того, мы получили плоды *H. leskovii* от Р. И. Гагнидзе, Д. А. Пакална и Т. И. Заиконниковой.[2] Часть плодов была высеяна на участке научно-опытного хозяйства Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в Отрадном (Ленинградская обл., Приозерский р-н), а другая — передана в Харьковский научно-исследовательский химико-фармацевтический институт для определения качественного состава кумаринов в плодах.[3] В Отрадном проводились наблюдения за развитием растений в онтогенезе, изучались морфологические особенности листьев, цветков и мерикарпиев, анатомическое строение черешка и мерикарпиев, а также качественный состав кумаринов в листьях.

Кроме того, был просмотрен гербарный материал по *H. leskovii*, хранящийся в БИНе (LE), в Институте ботаники АН ГрузССР (TBI), в Сухумском ботаническом саду (Such.), в Кавказском и Тебердинском заповедниках.

В результате исследования мы пришли к заключению, что *H. leskovii* является полиморфным видом, в пределах которого существуют две разновидности: var. *leskovii* и var. *angustilaciniatum* (рис. 1).

Heracleum leskovii var. angustilaciniatum Satzyperova var. nov.

Folia rosulata simplicia, pinnatipartita, late ovata vel ovata, petiolata; laciniae ambitu oblongo-lanceolata, simplices, rarius lobatae, in cuspidem longiusculam abeuntiae; Vaginae foliorum inferiorum caulinorum apertae, ambitu oblongo-ovatae, emarginatae vel margo raro vel saepe denticulatae, nervis parallelis prominentibus (рис. 2).

Typus. Baxan, 4000 m supra mare, 14 VII 1896, Th. Alekseenko (LE).

Исследованные экземпляры (speciminia examinata). Предкавказье: Сев.-зап. часть Б. Кавказа, подъем на перевал Аспидный от р. Урुштен, 1900 м над ур. м., 13 VIII 1962, Р. Гагнидзе (TBI); Зап. склон Кель-балки, против оз. Кара-Кель, около скал и по склонам, 1450 м над ур. м., 5 VIII 1937, Д. Долгунов (LE); Кабардино-Балкария: верховья р. Баксан, вдоль дороги, на склонах в окр. пос. Терскол, 24 VII 1976, А. Харадзе, Ц. Авазнели (TBI); Баксан, 4000 м над ур. м., 14 VII 1896, Ф. Алексеенко (LE); Сев. Осетия, выше сел. Зарикао, юго-зап. склон, 1450 м над ур. м., 31 VII 1956, А. Харадзе, Л. Хитибидзе, Д. Очнаури, И. Логашвили, Р. Гагнидзе (TBI); Закавказье: Абхазия, гора Чванхо южный склон, альпийские луга на каменистых склонах, 17 VIII 1933, колл. неизв. (Such.); окр. г. Очамчири, на пастбище Дауча, 2200—2400 м над ур. м., 8 VIII 1934, А. Колаковский (Such.); окр. Сухуми, на альпийском лугу, 2000 м над ур. м., 2 VIII 1933, С. Петяев (Such.); окр. Гудауты, гора Киджа, 1700 м над ур. м., 29 VIII 1933,

---

[1] Во всех поездках и проведении наблюдений за растениями принимала участие Т. К. Перфилова, за что приношу ей искреннюю благодарность.

[2] Всем перечисленным ботаникам выражаю благодарность за оказанную помощь в работе.

[3] Пользуюсь случаем поблагодарить Н. Ф. Комиссаренко, который проанализировал плоды.

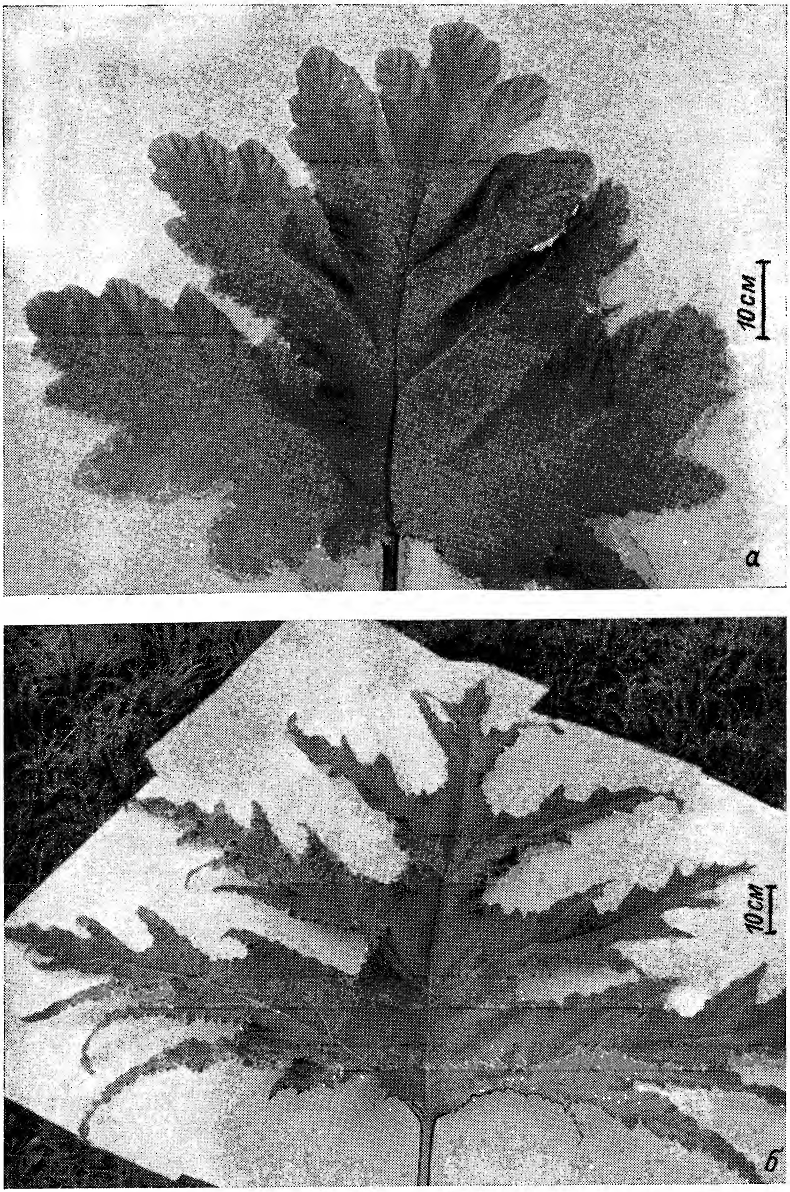


Рис. 1. Листья *H. leskovii* Grossh. var. *leskovii* (*а*) var. *angustilaciniatum* Satzyperova (*б*).

С. Петяев (Such.); там же, гора Псегришка, 2000 м над ур. м., 31 VII 1930, С. Петяев (Such.); Грузия, правый берег р. Дасаджара между Кваиси и Ира, 7 VII 1955, А. Долуханов, И. П. Манденова (TBI).

Розеточные листья простые, перистораздельные, широкояйцевидные или яйцевидные, на черешках; доли продолговато-ланцетные, простые, реже лопастные, с острыми сильно вытянутыми кончиками. Влагалища нижних стеблевых листьев открытые, продолговато-яйцевидные, выемчатые или с мелкими, редко или часто зубчатыми краями, с выступающими, параллельно идущими крупными жилками.

Обе разновидности распространены в Предкавказье и Закавказье, но популяции var. *angustilaciniatum* встречаются реже. Растения обеих разновидностей имеют однотипные по анатомическому строению черешки листьев и мерикарпии.

Черешки листьев (в поперечном сечении) во взрослом вегетативном и репродуктивном состояниях желобовидно-округлые, выполненные, опушены шиловидными сидячими и длинными игольчатыми на подставках волосками. Число ребер и периферических проводящих пучков равное, у виргинильных особей их 18—20; центральные пучки в числе 19—23; размеры сечения черешка: высота 0.8—0.9, ширина 0.7—0.8 см; на адаксиальной стороне хорошо заметна выемка. У репродуктивных особей число ребер 25—31; центральные пучки в числе 31—35; размеры сечения черешка; высота 1.2—1.4, ширина 1.1—1.2 см (рис. 3).

Мерикарпии округлые, реже обратнояйцевидные или овальные, 7.7—11.7 мм ср. дл. и 6.8—8.2 мм ср. шир., покрыты редкими или густыми шиповидными волосками; канальцы на их спинке равномерно утолщенные или постепенно слегка суженные к верхушке, их длина $> 1/2 < 3/4$ длины мерикарпия. Выяснено, что мерикарпии разной формы однотипны по анатомическому строению и сходны с описанием, проведенным И. Б. Сандиной (1957) для образца с округлыми плодами. Для мерикарпиев характерно наличие очень крупных брюшных и спинных канальцев, маленьких воздухоносных полостей и коротких крыльев. Механический футляр между спинными канальцами образован двумя-пятью слоями вертикально ориентированных клеток и двумя слоями горизонтально ориентированных клеток. Под канальцами имеется ряд горизонтальных клеток. Проводящие пучки овальной формы, вытянутые; под ними находятся 3—4 слоя вертикально расположенных клеток.

В то же время растения var. *leskovii* отличались от растений var. *angustilaciniatum* по содержанию кумаринов[4] в мерикарпиях. Мерикарпии растений первой разновидности из Центральной части Главного Кавказского хребта не содержали изобергаптена и пимпинеллина, имевшихся в мерикарпиях второй разновидности.

В литературе (Колаковский, 1946; Манденова, 1950, 1951; Тамамшян, 1967) имеются только очень краткие описания *H. leskovii*. В связи с тем что данный вид полиморфен, ниже приводим его уточненный диагноз.

H. leskovii Grossh. Двулетник, монокарпический многолетник или очень редко поликарпический многолетник, с простым стеблекорнем и интенсивно ветвящейся стержневой корневой системой. Полурозеточный гемикриптофит. Стебель бороздчатый, 0.6—2.0 м выс., густо или слабо опушен по бороздкам короткими, вниз направленными волосками. Листья с верхней стороны зеленые, голые, с нижней — серебристо-белые, опушены длинными, густыми, одноклеточными волосками; вдоль жилок находятся шиповидные волоски. Розеточные листья простые, с короткими (5.9 см) или длинными (22.4 см) голыми или рассеянно-опушенными желобовидно-округлыми черешками; листовая пластинка округлая, округлояйцевидная или яйцевидная (38.6 см дл., 44.9 см шир.), непарноперистораздельная; доли лопастные, яйцевидно-продолговатые или продолговатые, с тупыми, округлыми, острыми (var. *leskovii*) или заостренными сильно вытянутыми (var. *angustilaciniatum*) верхушками; листовой край неравномерно зубчатый. Стеблевые листья сходны по морфологическим признакам с розеточными, но размеры их в акропетальной последовательности уменьшаются. Влагалища открытые, продолговатые, с отогнутыми крупнозубчатыми краями, широкояйцевидные, с крупно- или мелкозубчатыми краями, с сильно выступающей сетью жилок (var. *leskovii*), или продолговато-яйцевидные с выемчатыми, редко или часто мелкозубчатыми краями (var. *angustilaciniatum*). Узлы голые, рассеянно или густо опушены длинными, вниз направленными волосками. Зонтики 48—150-лучевые, голые, редко или густо опушенные. Листочки обертки отсутствуют или в числе 1—16, неравные, узко- или широколанцетовидные, заостренные, иногда крупные, яйцевидные (до 2.5 см дл.), частично или полностью опадающие после цветения. Листочки оберточки в числе 2—13, неравные, ланцетовидные, заостренные. Цветки белые или кремовые, краевые зигоморфные, в три раза крупнее внутренних актиноморфных (рис. 4). Зубцы чашечки

---

[4] Определение кумаринов в мерикарпиях проводилось по методике, приведенной в работе И. Ф. Сацыперовой и Н. Ф. Комиссаренко (1977).

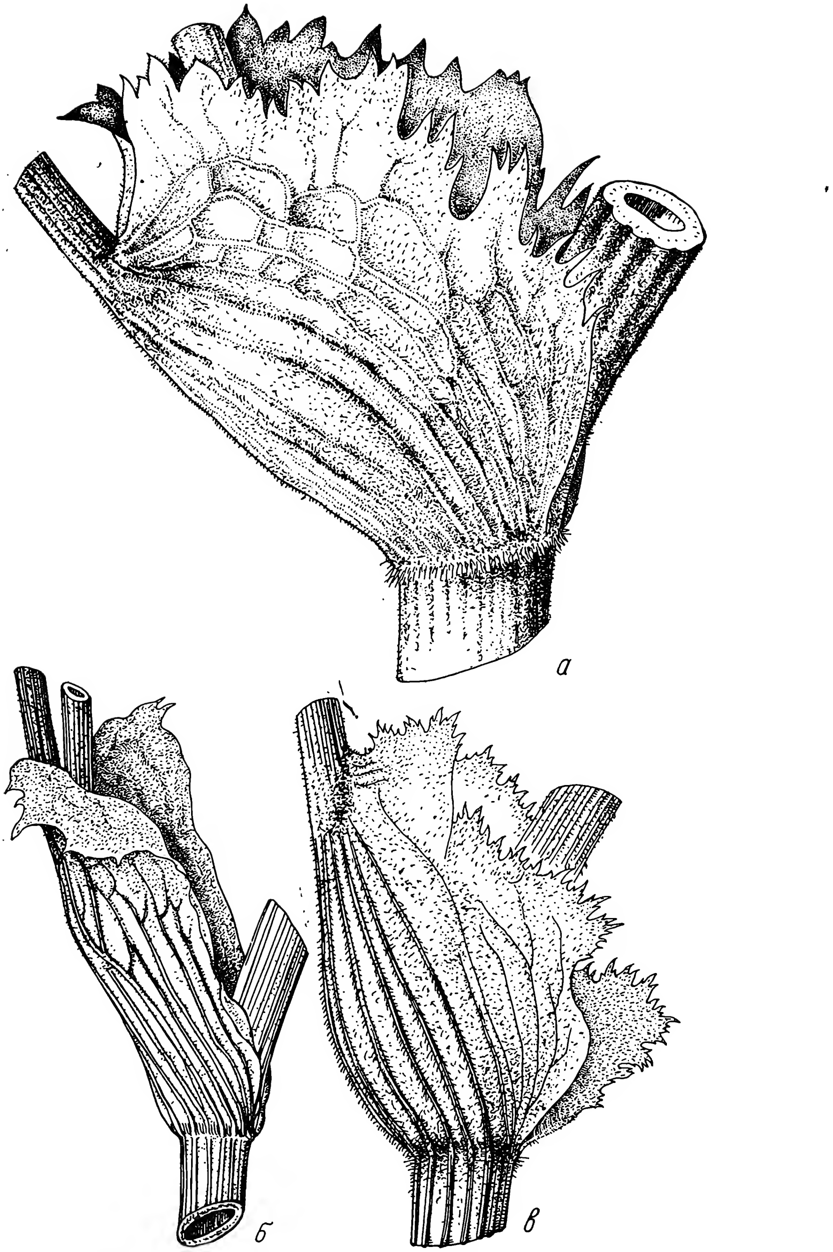


Рис. 2. Влагалища листьев *H. loskovii* Grossh. var. *leskovii* (*а*, *б*, *в*), var. *angustilaciniatum* Satzyperova (*в*, *г*, *д*) и *H. nanum* Satzyperova (*е*). (Рисунки выполнены Н. К. Воронковой).

незаметные. Лепестки зигоморфных цветков обратнояйцевидные или обратноширокояйцевидные, до 12 мм дл. и 10 мм шир., до половины раздельные; в выемке с завернутой внутрь крупной сердцевидной или крючковидной долькой; лепестки актиноморфных цветков 4 мм дл., 3 мм шир., лопастные; лопасти овальные, тупые; в выемке с завернутой внутрь крючковидной долькой; тычинки актиноморфных цветков всегда длиннее лепестков. Мерикарпии 7.7—11.7 мм ср. дл., 0.68—0.82 мм ср. шир., округлые, обратнояйцевидные, овальные, реже яйцевидные, покрыты редкими или густыми шиповидными волосками; канальцы на спинке толстые, равномерно или постепенно слегка суженные к верхушке, $> 1/2 < 3/4$ длины мерикарпия.

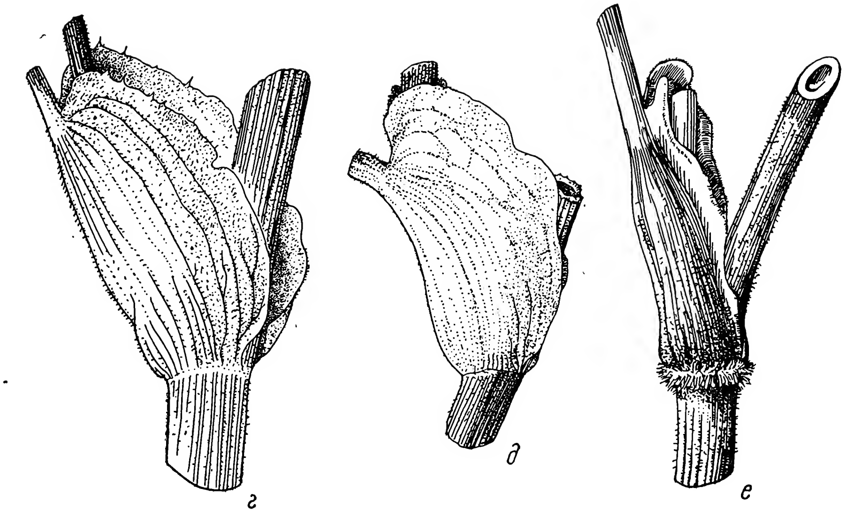


Рис. 2. *(Продолжение).*

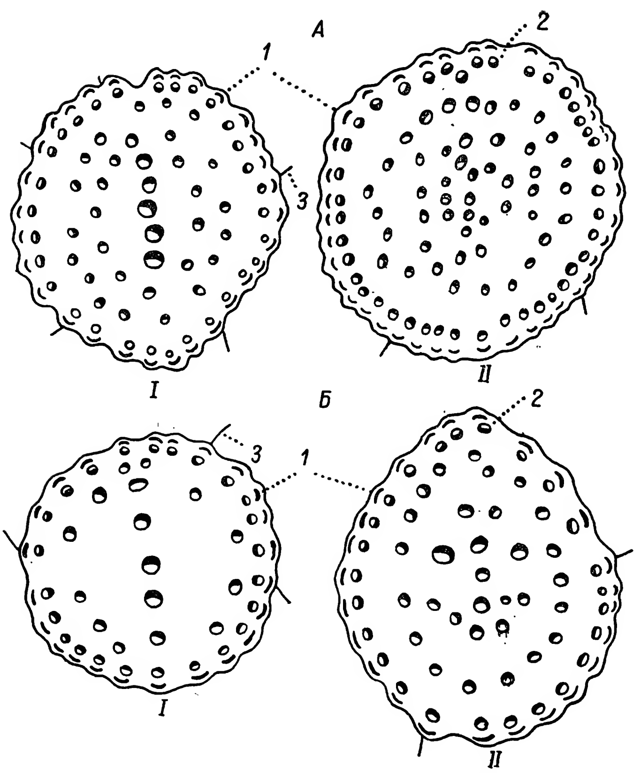


Рис. 3. Анатомическое строение черешка листа *H. leskovii* Grossh. (*А*) и *H. nanum* Satzyperova (*Б*).

Возрастное состояние растений: *I* — взрослое вегетативное, *II* — репродуктивное; *1* — участок колленхимы, *2* — проводящий пучок, *3* — волосок.

В сентябре 1967 г. во время экспедиционной поездки по Северной Осетии мы натолкнулись в Ирафском р-не (пос. Устур-Дигора) на растения, слегка сходные по облику с *H. leskovii* var. *leskovii*. Кроме того, мы вырастили в Отрадном из плодов, собранных в 1973 г. Д. А. Пакалном в Кабардино-Балкарии (Чегемское ущелье, выше водопадов, почти около Верхнего Чегема), растения, аналогичные виденным нами в Северной Осетии. В связи с этим было проведено сравнительное изучение особей из Северной Осетии и Кабардино-Балкарии с образцами *H. leskovii* из разных

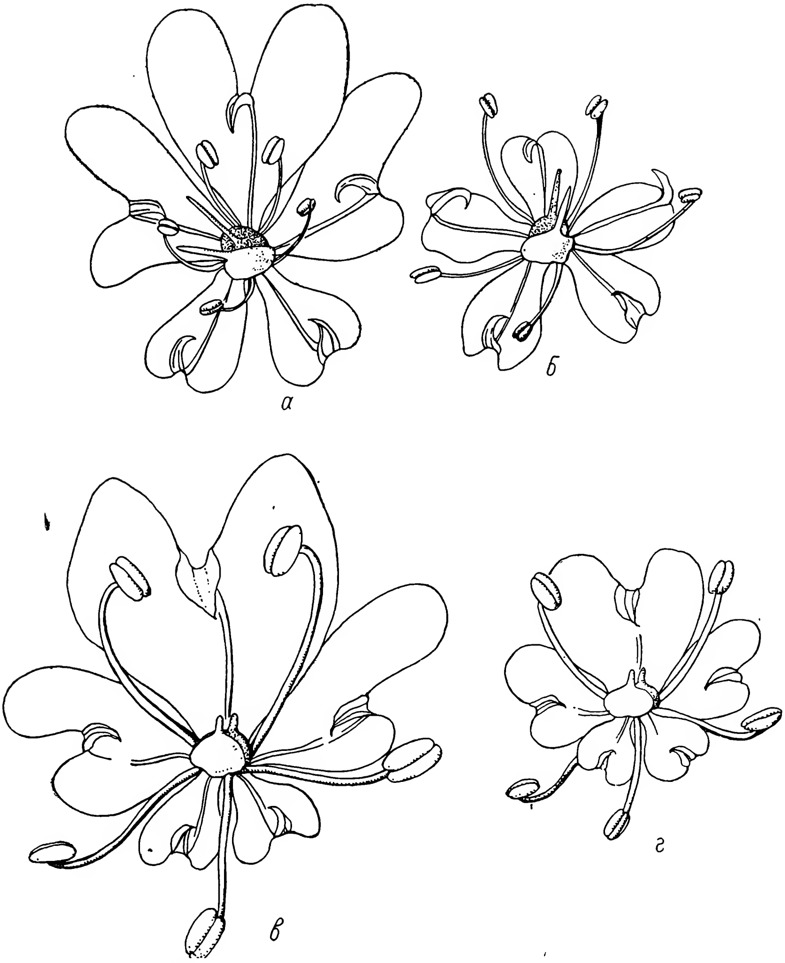


Рис. 4. Цветки *H. leskovii* Grossh. var. *leskovii* (*а* — зигоморфный, *б* —актиноморфный), var. *angustilaciniatum* Satzyperova (*в* — зигоморфный) и *H. nanum* Satzyperova (*г* — зигоморфный). (Рисунки выполнены Н. К. Воронковой).

популяций. Это позволило нам выявить отличительные диагностические признаки сравниваемых растений (см. таблицу и рис. 2—4) и придти к заключению, что мы имеем дело с новым видом рода *Heracleum* из секции *Villosa*, который мы назвали *H. nanum*.

Heracleum nanum Satzyperova sp. nov. (sect. *Villosa* Manden.). — Planta biennis vel perennis monocarpica, caulorhizo simplici et radice ramosissima. Hemicryptophyta semirosulata. Caulis sulcatus, ad 0.5 m alt., ad sulcos pilis breviter pubescens. Folia rosulata simplicia, pinnatipartita, raro pinnatisecta, orbicularia vel ovata, petiolata; petiolis 5—20 cm lg.; laciniae ambitu oblongae vel ovatae, lobato-incisae; lobi supra glabri, subtus pubescentes, margine undulati irregulariter dentati, nervi anthocyani. Folia caulina foliis rosulatis similia, sed minora, superiora interdum simplicia; vaginae oblongae, apertae, ad basin dissolutae, nervis prominentibus pilis brevibus tectis, margine valde undulosae, ciliatae, inaequaliter auriculatae (fig. 2). Umbellae 20—45 cm in diam., radiis 30—60, glabrae vel pilis raris rigidis obtectae. Involucri phylla in numero 5—7, inaequalia, linearia, partim decidua post anthesin. Involucelli phylla in numero 9—11, inaequalia, linearia. Flores albi, marginales centralibus actinomorphis paulo longiores. Dentes calycis obsoleti. Petala florum zygomorphorum suborbicularia, ad 6 mm lg., 6.1 mm lt., lobata; lobi ovales, obtusi. Mericarpia 7.41 mm lg., 6.99 mm lt., ovalia vel late obovata, pilis rigidis papillaribus tecta; vittae in dorso crassa, $> 1/2 < 3/4$ longitudini mericarpii aequales.

Диагностические признаки *H. leskovii* Grossh. и *H. nanum* Satzyperova

Признаки	*H. leskovii*	*H. nanum*
Высота растений, м		
дикорастущих	0.6—2.0	0.3—0.5
культивируемых	0.75—1.8	0.5—0.75
Край пластинки листа	Ровный, зубчатопильчатый	Волнистый, неравнозубчатый
Окраска листовых жилок	Зеленая	Антоциановая
Форма влагалища	Продолговатая или широкояйцевидная, по краю крупно- или мелкозубчатая, реже выемчатая	Продолговатая, по краю волнистая, ресничатая с неравными ушками
Число лучей в центральном зонтике	50—150	30—60
Форма лепестков зигоморфных цветков	Обратнояйцевидная или широкообратнояйцевидная	Почти округлая
Форма черешка в поперечном сечении	Желобовидно-округлая	Округлая, килеватая
Константные кумариновые вещества		
в листьях	Бергаптен, сфондин	Сфондин
в мерикарпиях	Ксантотоксин	Ангелицин, изобергаптен, пимпинеллин, феллаптерин

Примечание. Определение кумаринов в листьях проводилось по методике, приведенной в работе И. Ф. Сацыперовой (1973).

Typus: Osseticu borealis, distr. Irafvensis, prope pagum Ustur—Digora, IX 1967, T. Perfilova, I. Satzyperova (LE).

Affinitas. Species nostra e sectianis Villosa Manden. Heracleo leskovii Grossh. propinqua est, sed caulibus humilioribus, laminis foliorum margine undulatis et nervis anthocyanis, petiolis teretibus, absente xanthotoxini in foliis et mericarpiis differt.

Habitat in detritis mobilibus, ad viarum margines et in agris derelictis.

Исследованные экземпляры (speciminia examinata): Кабардино-Балкарская АССР, Чегемское ущелье, выше водопадов, почти около Верхнего Чегема, август 1973, Д. А. Пакалн.

Двулетник или монокарпический многолетник с простым стеблекорнем и интенсивно ветвящейся стержневой корневой системой. Полурозеточный гемикриптофит. Стебель бороздчатый, до 0.5 м выс., опушенный по бороздкам короткими или длинными волосками. Розеточные листья простые, перистораздельные, редко перисторассеченные, округлые или яйцевидные, с черешками 5—20 см длины. Доли продолговатые или яйцевидные, лопастные; лопасти с верхней стороны голые, с нижней — густо опушены, по краю волнистые, неравномерно крупнозубчатые, острые; жилки антоциановые. Стеблевые листья идентичны розеточным, но более мелкие. Влагалища продолговатые, открытые, от основания расходящиеся, с выступающими жилками, покрытыми короткими волосками, по краю волнистые, ресничатые; ушки их не равны друг другу. Зонтики 20—45 см в диам., 30—60-лучевые, голые или покрыты редкими жесткими волосками. Листочки обертки в числе 5—7, неравные, линейные, частично опадающие после цветения. Листочки оберточки в числе 9—11, неравные, линейные. Цветки белые; краевые зигоморфные немного крупнее центральных актиноморфных. Зубцы чашечки незаметные. Лепестки зигоморфных цветков почти округлые, до 6.0 мм дл. и 6.1 мм шир., лопастные; лопасти овальные, тупые, в выемке с завороченной внутрь яйцевидной заостренной долькой. Мерикарпии 7.41 мм дл., 6.99 мм шир., овальные или обратнояйцевидные, покрыты жесткими сосочковидными волосками; канальцы на спинке толстые, $> 1/2 < 3/4$ длины мерикарпия.

Тип: Северная Осетия, Ирафский р-н, пос. Устур-Дигора, сентябрь 1967, Т. К. Перфилова и И. Ф. Сацыперова (LE).

Родство. Описываемый вид относится к секции *Villosa* Manden. и близок к *H. leskovii* Grossh., от которого отличается болеe низкими стеблями, пластинками листьев по краю волнистыми с антоциановыми жилками, округлыми черешками и отсутствием ксантотоксина в листьях и мерикарпиях.

Обитает на щебнистых осыпях, по обочинам дорог и на заброшенных пашнях.

В заключение считаю долгом поблагодарить С. К. Черепанова за помощь и консультации при подготовке рукописи к печати.

ЛИТЕРАТУРА

Колаковский А. А. (1946). Род *Heracleum* L. Флора Абхазии, Сухуми, Манденова И. П. (1950). Кавказские виды рода *Heracleum* L. Тр. Инст. бот. АН ГрузССР, Сер. А. Систематика и география растений. — Манденова И. П. (1951). Род *Heracleum* L. Флора СССР, 17. — Сандина И. Б. (1957). О значении карпологических признаков для систематики рода *Heracleum* L. Бот. ж., 42, 4. — Сацыперова И. Ф. (1973). О перспективах селекционных работ с группой фурокумариноносных растений. В кн.: Полезные растения Прибалтийских республик и Белоруссии. АН ЛитССР, Вильнюс. — Сацыперова И. Ф., Комиссаренко Н. Ф. (1977). Хемосистематика рода *Heracleum* L. флоры СССР. Сообщ. 1. Секция *Heracleum*. Растит. ресурсы, XIII, 4. — Тамамшян С. Г. (1967). Род *Heracleum* L. В кн.: Ал. А. Гроссгейм. Флора Кавказа, 7, М.—Л.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 II 1978.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.4/9+581.9

А. Ф. Андрощук

ДИПЛОИДНАЯ И ТЕТРАПЛОИДНАЯ ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ РАСЫ *ACHILLEA SETACEA* WALDST. ET KIT. (*ASTERACEAE*) НА УКРАИНЕ

A. F. ANDROSCHUK. DIPLOID AND TETRAPLOID GEOGRAPHICAL RACES OF *ACHILLEA SETACEA* WALDST. ET KIT. (*ASTERACEAE*) IN THE UKRAINE

Вид *Achillea setacea* Waldst. et Kit. имеет широкий ареал, включающий Южную, Среднюю и Восточную Европу, центральную часть СССР, Кавказ и Иран. Систематики в разное время ввиду свойственной *A. setacea* гетерогенности отмечали в ее пределах вариететы (var. *filifolia* Boiss. — Boissier, 1888), виды (*A. fililoba* Freyn, 1881; *A. dolopica* Freyn et Sint., Boissier, 1897) и подвиды (ssp. *typica* (=ssp. *setacea*), ssp. *orientalis* E. и K. Walther, Walther 1960), классифицируемые в настоящее время (Huber-Morath, 1974) как синонимы.

A. setacea известен как диплоидный вид, 2n=18, n=9 (Ehrendorfer, 1953, 1957; Schneider, 1958). Ф. Эрендорфер сообщил о наличии в Центральной Азии формы, очень близкой к этому виду, которая на основании измерения пыльцы была определена как тетраплоид (Ehrendorfer, 1953). Других сведений относительно подтверждения наличия тетраплоидов среди разнообразия форм внутри *A. setacea* в литературе нет.

В настоящей работе сообщаются результаты исследования географического распространения выявленных нами на территории Украины диплоидной и тетраплоидной географических рас *A. setacea*, а также их кариотипов.

Материал и методика

Материалом для нашей работы послужили типичные для украинской флоры растения *A. setacea*, собранные в 1975 и 1976 гг. из 39 мест их естественного произрастания.[1] Из каждого местообитания исследовано от 5 до 15 растений. Отбор типичных растений различных мест произрастания осуществили М. В. Клоков и Л. М. Крицкая — сотрудники отдела систематики и географии высших растений Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Гербарные образцы растений из разных местообитаний хранятся в Гербарии этого института.

Учитывая, что *A. setacea* в естественных условиях может гибридизировать с другими видами тысячелистника («Флора СССР», XXIV, 1961), для исследования кариотипов обеих рас были взяты растения из двух мест обитания: с. Лупарево, Жовтневый р-н, Николаевская обл. и Планерское, Крымская обл., где растения других видов поблизости не были выявлены.

---

[1] В сборе растений нам оказали помощь школьники, участники республиканского конкурса «Ахилеа-76», организованного Институтом ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР и редакцией газеты «Зірка».

ТАБЛИЦА 1

Морфометрические характеристики соматических хромосом диплоидной и тетраплоидной рас *Achillea setacea*

Хромосомные пары и местонахождения исследованных растений	Общая длина, мкм	Отношение плеч
	M ± m	M ± m
Диплоидная, 2n = 18		
С. Лупарево, Николаевская обл.		
I	3.72±0.19	1.11±0.04
II	3.70±0.13	1.21±0.07
III	3.67±0.12	1.34±0.08
IV	3.60±0.19	1.40±0.07
V	3.53±0.20	1.03±0.05
VI	3.02±0.12	1.08±0.07
VII	2.81±0.20	3.70±0.16
VIII	2.69±0.16	1.30±0.07
IX	2.44±0.20	3.22±0.15
Тетраплоидная, 2n = 36		
Планерское, Крымская обл.		
I	3.41±0.15	1.27±0.06
II	3.39±0.17	1.29±0.04
III	3.40±0.11	1.35±0.07
IV	3.20±0.12	1.61±0.11
V	3.06±0.15	1.61±0.12
VI	3.03±0.16	1.37±0.12
VII	2.82±0.09	1.20±0.07
VIII	2.74±0.08	1.13±0.05
IX	2.70±0.11	1.37±0.06
X	2.66±0.13	1.09±0.11
XI	2.58±0.18	1.08±0.12
XII	2.50±0.18	1.06±0.14
XIII	2.50±0.12	3.30±0.16
XIV	2.48±0.16	3.39±0.14
XV	2.33±0.11	1.59±0.10
XVI	2.16±0.12	1.23±0.07
XVII	2.14±0.18	3.41±0.16
XVIII	1.97±0.20	3.17±0.19

Цитологический анализ проведен на временных давленых препаратах. Перед фиксацией первичные корешки проросших семян погружали в 0.05%-й водный раствор колхицина на 2 ч., после чего их промывали дистиллированной водой. Фиксацию проводили в смеси этилового спирта и уксусной кислоты в соотношении 3 : 1 на протяжении 2—3 ч., затем промывали в 70%-м спирте и воде и мацерировали в смеси соляной кислоты и спирта (1 : 1) 3—5 с. Окрашивание препаратов проводили в 45%-м лактопропионовом орсеине.

При просмотре препаратов отбирали те из них, где на метафазных пластинках были хорошо видны морфологические особенности хромосом. Хромосомы фотографировали на пленку «Микрат-200» и печатали с одинаковым увеличением. Из микрофотографий хромосомы вырезали и группировали по парам, после чего приклеивали на лист ватмана отдельно для каждой метафазной пластинки. Измерения хромосом проводили кронциркулем. Для оценки степени спирализации хромосом при отборе метафазных пластинок используется индекс спирализации, который вычисляется как отношение суммарной длины двух коротких хромосом в процентах (Прокофьева-Бельговская, Гиндилис, 1971). Однако этот показатель применительно к нашему объекту оказался неприемлемым, так как во многих случаях даже при одинаковом индексе спирализации

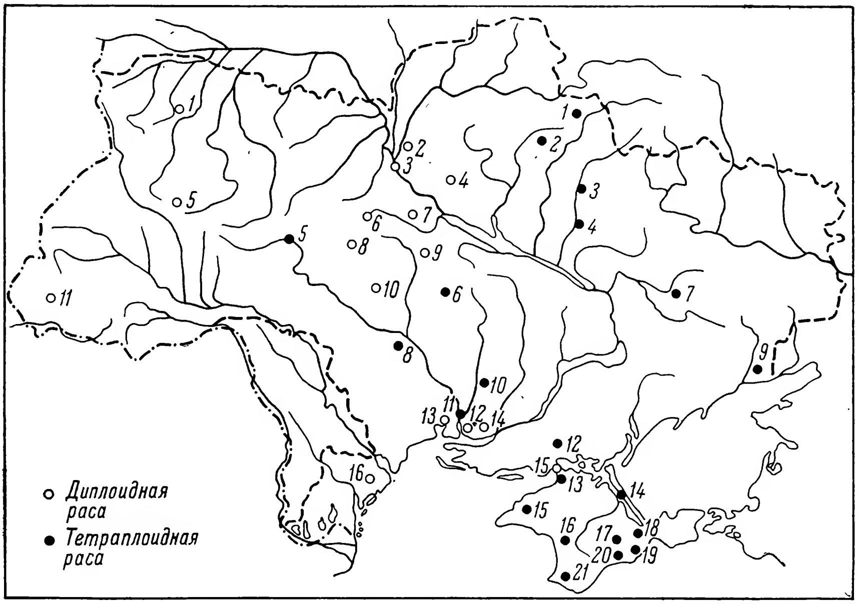


Рис. 1. Местонахождения популяций растений диплоидной и тетраплоидной географических рас *Achillea setacea* на Украине.

Диплоидная раса: *1* — с. Старый Чарторийск, Маневичский р-н, Волынская обл.; *2* — с. Заворичи, Броварский р-н, Киевская обл.; *3* — Киев (Печерская лавра); *4* — г. Яготин, Киевская обл.; *5* — г. Кременец, Тернопольская обл.; *6* — г. Белая Церковь, Киевская обл., *7* — г. Мироновка, Киевская обл.; *8* — с. Березна, Володарский р-н, Киевская обл.; *9* — с. Почапинцы, Лысянский р-н, Черкасская обл.; *10* — с. Викторовка, Маньковский р-н, Черкасская обл.; *11* — пгт Колочава, Межгорский р-н, Закарпатская обл.; *12* — с. Лупарево, Жовтневый р-н, Николаевская обл.; *13* — с. Малая Корениха, Николаевский р-н, Николаевская обл.; *14* — пгт Камышаны, Херсонский горсовет.; *15* — пгт Армянск, Красноперекопский р-н, Крымская обл.; *16* — с. Андреевка, Белгород-Днестровский р-н, Одесская обл.

Тетраплоидная раса: *1* — г. Сумы; *2* — с. Панасовка, Липоводолинский р-н, Сумская обл.; *3* — пгт Котельва, Полтавская обл.; *4* — г. Полтава, *5* — с. Скаржинцы, Хмельницкий р-н, Винницкая обл.; *6* — с. Хмелевое, Маловисковский р-н, Кировоградская обл., *7* — пгт Петропавловка, Днепропетровская обл.; *8* — с. Крымка, Первомайский р-н, Николаевская обл.; *9* — с. Хомутово, Новоазовский р-н, Донецкая обл., *10* — с. Доброе, Баштанский р-н, Николаевская обл.; *11* — с. Малая Корениха, Николаевский р-н, Николаевская обл.; *12* — пгт Аскания Нова, Херсонская обл.; *13* — Армянск (вдоль шоссе до границы с Херсонской обл.), Крымская обл.; *14* — Арабатская стрелка, Крымская обл.; *15* — пгт Черноморское, Крымская обл.; *16* — с. Скворцово, Симферопольский р-н, Крымская обл.; *17* — г. Белогорск, Крымская обл.; *18* — с. Владиславовка, Кировский р-н, Крымская обл., *19* — пгт Планерское, Крымская обл.; *20* — Щебетовка, Крымская обл.; *21* — пос. Орлиное, Севастопольский горсовет, Крымская обл.

метафазные пластинки отличались значительным варьированием длин других хромосом, поэтому отбор метафазных пластинок для анализа кариотипа мы производили только после тщательного морфометрического анализа 12—15 метафазных пластинок. Из этого числа отбирали 6, хромосомы которых характеризовались сравнительно небольшим интервалом варьирования как по абсолютной длине, так и по отношению плеч[2] (табл. 1).

Результаты исследования и их обсуждение

Кариологическое исследование типичных растений *A. setacea* из различных мест их естественного произрастания показало, что на территории Украины этот вид представлен двумя расами: диплоидной ($2n=18$) и тетраплоидной ($2n=36$). Обе расы географически четко обособлены, и их популяции встречаются вместе лишь в пограничных зонах их ареалов и в местах, примыкающих к Бугскому и Днепровскому лиманам (рис. 1).

В лесостепной и степной зонах восточной и южной части Украины, а также в Крымской обл. произрастает исключительно тетраплоидная раса, которая заходит в северные районы Винницкой обл., т. е. в самые

---

[2] В отечественной литературе этот показатель называют «плечевым индексом» (Паушева, 1974).

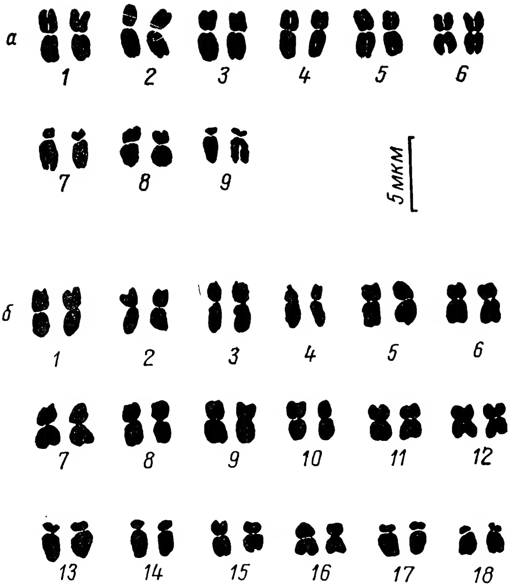


Рис. 2. Соматический набор хромосом *Achillea setacea*

а — диплоидная раса (с. Лупарево, Николаевская обл.), *б* — тетраплоидная раса (Планерское, Крымская обл.).

западные степные окраины. Диплоидная раса распространена от западных границ Украины до Днепра и далее на юг; ее ареал прерывается заходящей тетраплоидной расой и снова выявляется в районе Бугского лимана и в Одесской обл. Одно местонахождение диплоидных растений *A. setacea* выявлено нами в районе Крымского перешейка, недалеко от границы с Херсонской обл., на обочине Крымского канала, что не исключает возможности занесения их сюда при строительных работах.

Различия между обеими расами по внешним морфологическим признакам незначительны. При изучении гербарных образцов из различных мест, а также растений, выращенных в культуре при посеве семенами, установлено, что тетраплоидная раса отличается от диплоидной более густым и жестким опушением, расширенным центральным стержнем и несколько укороченными концевыми дольками листьев, меньшими промежутками между сегментами первого порядка вдоль центральной жилки.

В табл. 1 приведены результаты морфометрического анализа метафазных пластинок диплоидной и тетраплоидной географических рас. Наиболее типичные кариотипы представлены на рис. 2.

Как видно из табл. 2 и рис. 2, соматический набор хромосом диплоидной расы, согласно использованной нами номенклатуре А. Левана и др. (Levan et al., 1964), легко можно распределить на две группы: хромосомы с медианным положением центромеры m, отношение плеч r равно 1.0—1.7, и хромосомы с субтерминальным положением центромеры st, отношение плеч равно 3.0—7.0. К первой группе (метацентрические) относятся хромосомные пары с I по VI и пара VIII наиболее мелких хромосом. Ко второй (субтелоцентрические) — пары VII и IX. Формула кариотипа диплоидной расы *A. setacea*

$$K\,(2n) = 18 = 14m + 4st.$$

Хромосомный набор тетраплоидной расы (табл. 1 и рис. 2, *б*) также легко распределяется на две группы: 1—12, а также 15 и 16 пары хромосом — метацентрические, а 13, 14, 17 и 18 пары — субтелоцентрические. Формула кариотипа тетраплоидной расы *A. setacea*

$$K\,(2n) = 36 = 28m + 8st.$$

Исследование диплоидной и тетраплоидной рас показало очень большое сходство их кариотипов, что позволяет предполагать образование тетраплоидной расы путем автополиплоидии, т. е. удвоения хромосомного набора диплоидных форм. Особенно хорошо выявляется сходство по группе субтелоцентрических хромосом, при идентификации которых не возникает затруднения даже при различных степенях их спирализации.

При просмотре метафазных пластинок со слабой степенью спирализации хромосом нами в наборах диплоидных и тетраплоидных растений часто из мест, географически отдаленных друг от друга, были выявлены соответственно 2 и 4 хромосомы со спутниками, что также может свидетельствовать в пользу автополиплоидного происхождения тетраплоид-

ТАБЛИЦА 2

Общая длина соматических хромосом диплоидной и тетраплоидной рас *A. setacea*

Раса	Абсолютная длина хромосом, мкм			Число исследованных метафазных пластинок
	$M \pm m$	σ	lim	
Диплоидная, 2n = 18 (с. Лупарево, Николаевская обл.)	57.93±1.12	2.60	53.60—61.21	6
Тетраплоидная, 2n = 36 (Планерское, Крымская обл.)	104.32±2.19	5.30	99.26—111.30	6

ной расы от диплоидной. Кроме этого, косвенным доказательством автополиплоидного происхождения тетраплоидной расы может быть также абсолютная длина хромосомного набора (табл. 2).

Из данных табл. 2 следует, что абсолютная длина соматических хромосом тетраплоидной расы превышает таковую диплоидной почти в 2 раза, т. е. в данном случае наблюдается почти прямая зависимость хромосом от их числа в соматических клетках.

Возможности полиплоидного, в том числе и автополиплоидного, тетра-, гекса- и октаплоидных таксонов, входящих в комплекс *Achillea millefolium*, обсуждались в литературе (Lawrence, 1974; Clausen et al., 1948; Hiesey, Nobs, 1952; Ehrendorfer, 1959; Mulligan, Basset, 1959; Tyrl, 1975).

Следует отметить, что при цитологических исследованиях популяций диплоидной и тетраплоидной географических рас из всех мест произрастания, за исключением тех, где их ареалы перекрываются, мы нигде не выявили смешанных популяций и даже единичных растений с модальным числом хромосом одной расы среди растений другой. Были лишь случаи выявления анеуплоидных растений, морфологически неотличимых от *A. setacea*, а также нетипичных растений явно гибридного происхождения (главным образом с растениями *A. nobilis* L. и *A. millefolium* L.).[3]

Таким образом, естественная дифференциация вида *A. setacea* на Украине на две географические расы, отличающиеся уровнем плоидности, свидетельствует о том, что этот таксон не является однородным. Обе расы, если судить по их ареалам, возникли в разное время. Этот вид является одним из наиболее древних в комплексе *Achillea millefolium* и происходит из юго-восточной Европы, где произрастает диплоидная раса (Ehrendorfer, 1953). Следует отметить, что в СССР на Кавказе встречается очень близкий к *A. setacea* таксон *A. nebelekii* Heimerl, который отличается только более крупными размерами всего растения (Флора Грузии, VIII, с. 330). Он, по-видимому, является полиплоидной географической расой этого вида. Однако для подтверждения нашего предположения необходимы специальные исследования.

Выводы

1. Вид *Achillea setacea* на территории Украины не является однородным и состоит из двух географических рас: диплоидной — $K\,(2n)=18=14m+4st$ и тетраплоидной — $K\,(2n)=36=28m+8st$. Тетраплоидная раса отличается от диплоидной характером опушения, шириной центрального стержня листьев, более короткими концевыми дольками листьев и меньшими промежутками между сегментами первого порядка вдоль центральной жилки. Расы возникли в разное время, о чем свидетельствует

---

[3] На Украине произрастает тетраплоидная раса, которую систематики отличают от типичного североевропейского гексаплоидного вида *Achillea millefolium* L. sensu stricto.

обособленность их ареалов: диплоидная распространена от западных границ Украины до Днепра, в районе Бугского лимана и в Одесской обл.; тетраплоидная — в лесостепной и степной зонах восточной и южной части Украины и в Крымской обл.

2. Морфометрический анализ хромосом показал большое сходство кариотипов обеих рас (количество мета- и субтелоцентрических хромосом, а также абсолютная длина соматических хромосом у тетраплоидной расы оказались вдвое бо́льшими, чем у диплоидной), что позволяет предполагать автополиплоидное происхождение тетраплоидной географической расы от диплоидной.

Автор выражает благодарность М. В. Клокову и Л. И. Крицкой за помощь в типологизации объектов исследований и участие в обсуждении полученных результатов.

ЛИТЕРАТУРА

Паушева З. П. (1974). Практикум по цитологии растений. — Прокофьева-Бельговская А. А., В. М. Гиндилис. (1971). Идентификация хромосом человека. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Boissier E. (1888). Fl. Or. Suppl. : 295. — Boissier E. (1897). Bull. Herb., 5 : 625. — Clausen J., D. D. Keck, W. M. Hiesey. (1948). Experimental studies on the nature of species. III. Carnegie Inst. Washington Year Book, 581 : 1—129. — Ehrendorfer F. (1953). Systematische und zitogenetische Untersuchungen an europäischen Rassen des Achillea millefolium-Komplexes. Österr. Bot. Z., 100, 4—5 : 583—592. — Ehrendorfer F. (1957). Akzessorische Chromosomen. Kreuzungsfertilität und Polyploidie beim Achillea millefolium-Komplex (*Compositae*). Die Naturwis., 14 : 405—406. — Ehrendorfer F. (1959). Spindeldefekte, Mangelhafte Zellwandbildung und andere Meiosestörungen bei poliploiden Sippen des Achillea millefolium-Komplexes. (Zur Phylogenie der Gattung *Achillea*). III. Chromosoma, 10 : 461—481. — Hiesey W. M., M. A. Nobs. (1952). Genetic structure of climatic races and species of *Achillea*. Carnegie Inst. Washington Year Book, 51 : 122—125. — Huber-Morath A. (1974). Die türkischen Arten der Gattung *Achillea* L. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 84, 2, 123 : 172. — Lawrence W. E. (1947). Chromosome numbere in *Achillea* in relation to geographic distribution. Amer. J. Bot., 34 : 538—545. — Levan A., K. Fredga, A. A. Sandberg. (1964). Nomenclature for centromeric position on chromosomes. Hereditas, 52, 2. — Mulligan G. A., I. J. Basset. (1959). *Achillea millefolium* complex in Canada and portions of the United States. Canad. J. Bot., 37 : 73—79. — Schneider I. (1958). Zytogenetische Untersuchungen an Sippen des Poliploid—Komplexes *Achillea millefolium* L., s. l. (Zur Phylogenie der Gattung *Achillea*, I). Österr. Bot. Z., 105 : 111—158. — Tyrl R. J. (1975). Origin and distribution of poliploid *Achillea* (*Compositae*) in Western North America. Brittonia, 27, 2. — Walther E. u. K. (1960). Beiträge zur Kenntnis von *Achillea setacea* W. et K. Mitt. Flor. Soc. Arbeitgem. N. F., 8 : 67—77.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
АН УССР,
Киев.

Получено 6 VI 1977.

УДК 581.3 : 582.734 (477)

В. Ю. Мандрик, Е. А. Ментковская

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *POTENTILLA ERECTA* (L.) HAMPE В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ, РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА И ЗАРОДЫША

V. YU. MANDRIK, E. A. MENTKOVSKAYA. CYTOEMBRYOLOGICAL INVESTIGATION OF SOME POPULATIONS OF *POTENTILLA ERECTA* (L.) HAMPE IN UKRAINIAN CARPATHIANS (FERTILIZATION, DEVELOPMENT OF ENDOSPERM AND EMBRYO)

Проведено цитоэмбриологическое исследование у семи популяций *Potentilla erecta* (L.) Hampe. Обнаружено, что популяции представляют собой апомиктически-половой комплекс особей с преобладанием полового процесса и псевдогамии (нередуцированного

партеногенеза). В отдельных популяциях репродуктивный процесс сдвинут в сторону апомиксиса. Эндосперм — нуклеарный. Развитие зародыша протекает по типу Geum.

Литературные данные (Müntzing, 1928, 1958а, б, в; A. Müntzing, G. Müntzing, 1941; Rutishauser, 1939, 1943а, б, 1945, 1946, 1947, 1948, 1949; Scalinska, Czapik, 1958; Czapik, 1961, 1962а, б) свидетельствуют о том, что в репродуктивном отношении род *Potentilla* L. очень пластичен. Для видов *Potentilla*, произрастающих в одинаковых экологических условиях, характерен как половой процесс, так и апомиксис. Впервые апоспорию у *P. sylvestris* Necker (*Potentilla erecta* (L.) Hampe) обнаружил А. Форенбахер (Forenbacher, 1914). Т. П. Сорокина (1974) для межвидовых гибридов *P. erecta* 2n=28 и *P. erecta* 2n=35 отмечает преобладание апомиктического способа размножения. Что же касается размножения *P. erecta* в разных локальных популяциях Закарпатья, то таких данных в литературе мы не встречали. В то же время исследование способа размножения этого ценного лекарственного многолетнего растения имеет практическое значение.

Материал и методика

Материал для исследования был собран в семи естественных популяциях с учетом высоты над уровнем моря, почвенно-климатических и фитоценотических факторов среды. Значительные расстояния и горные барьеры способствуют изоляции исследуемых нами популяций (урочище «Скалка» — 140 м над ур. моря, урочище «Костеривка» — 700, «Борканец» — 750, гора Плишка — 800, гора Антоловецкая Поляна — 960, гора Яворник — 1000, гора Ровная — 1300).

Фиксация материала проводилась от начала раскрытия бутонов до созревания плодов. В качестве фиксаторов использовались смеси Навашина и Карнуа. Препараты окрашивались по Фёльгену с подкраской цитоплазмы светлым зеленым. Подсчет процентного соотношения двойного оплодотворения и индуцированного партеногенеза (псевдогамии) проводился на материале указанных семи популяций *P. erecta* в условиях естественного перекрестного и искусственного опыления. В пределах каждой популяции исследовалось по 50 семяпочек с разных экземпляров растений.

Истинным доказательством псевдогамии, как известно, считается дегенерация спермия в яйцеклетке, однако подсчет таких картин по отношению к оплодотворению центрального ядра необходимо подкреплять числовым соотношением сингамии и тройного слияния. Общее число наблюдаемых явлений оплодотворения центрального или одного из полярных ядер принималось за 100%, а число случаев сингамии на разных этапах ее прохождения — за искомую величину.

Результаты исследований

У половых биотипов *P. erecta* мейоз при образовании макроспор протекает нормально. Гаплоидные зародышевые мешки развиваются из халазальной макроспоры по нормальному типу (Polygonum). В этом случае четко наблюдается дегенерация трех верхних макроспор. Пыльцевая трубка, достигнув зародышевого мешка, изливает свое содержимое в одну из синергид, спустя 25—30 час. после опыления. Спермии в пыльцевой трубке и в синергиде овально-удлиненные. После выхода из синергиды они приобретают шарообразную форму.

Полярные ядра, а также образовавшееся после их объединения центральное ядро до слияния его со спермием Фёльген-отрицательны. Полярные ядра сливаются непосредственно перед оплодотворением. Оплодотворение центрального ядра осуществляется значительно раньше, чем яйцеклетки.

При контактировании с центральным ядром и ядром яйцеклетки спермии находятся в состоянии незаконченной телофазы. Во время мед-

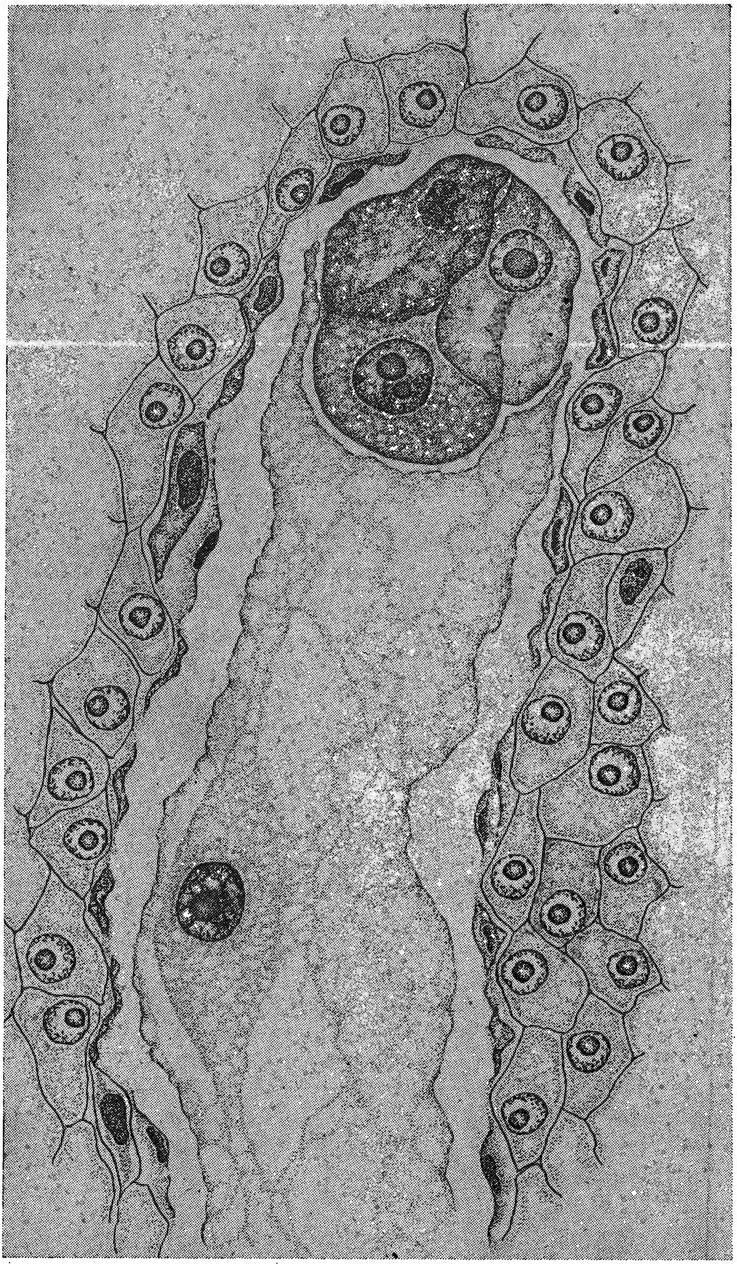


Рис. 1. Оплодотворение яйцеклетки. Первичное ядро эндосперма.

ленного погружения его ядра в ядро яйцеклетки спермий длительное время сохраняет ядерную оболочку и выделяет ядрышко (рис. 1). Оплодотворенные яйцеклетки отличаются тем, что содержат некоторое время два ядрышка. Подобным способом сливается спермий и с центральным ядром. Таким образом, оплодотворение, согласно типам слияния половых ядер, указанных Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1957), следует отнести к промежуточному типу.

В случае одновременной дифференциации нескольких гаплоидных зародышевых мешков в пределах одной семяпочки оплодотворение яйцеклетки и соответственно центрального ядра происходит только в одном из них, другие спустя некоторое время дегенерируют.

У апомиктических биотипов зародышевые мешки развиваются из клеток вторичного археспория путем апоспории. Здесь клетки вторичного

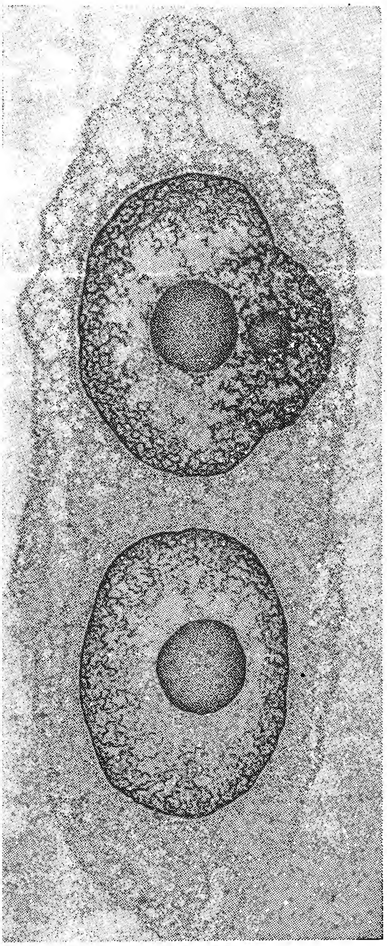


Рис. 2. Слияние спермия с одним из полярных ядер.

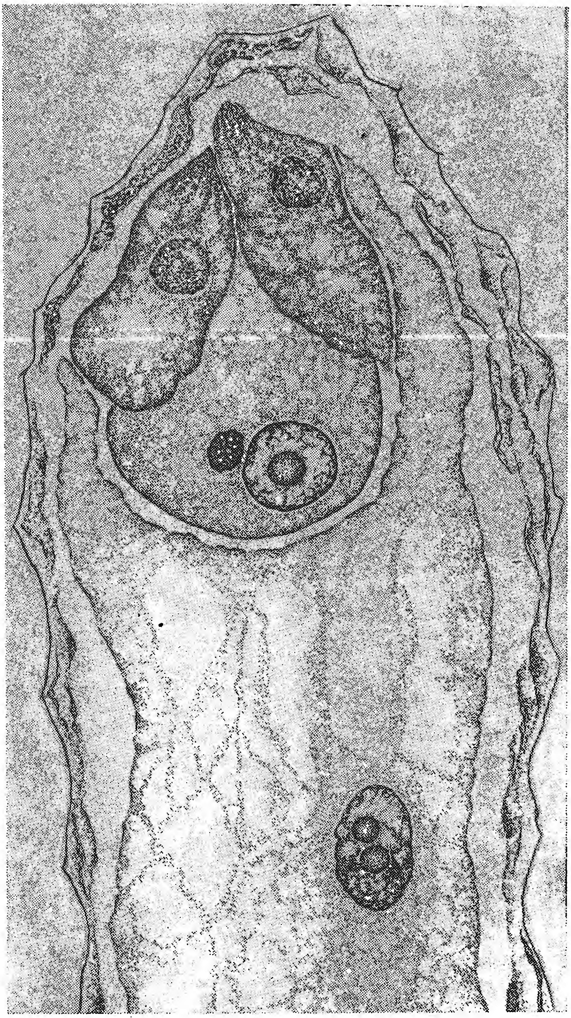


Рис. 3. Дегенерация спермия в цитоплазме яйцеклетки. Псевдогамия.

археспория непосредственно становятся материнскими клетками зародышевых мешков, минуя стадию макроспор. Ядра их делятся митотически, вследствие чего образуются диплоидные зародышевые мешки. Диплоидная яйцеклетка развивается в зародыш без оплодотворения, но для этого необходимо наличие пыльцевой трубки в зародышевом мешке. Начальные этапы оплодотворения протекают нормально. Пыльцевая трубка достигает зародышевого мешка, один спермий сливается с одним из полярных ядер (рис. 2), а другой внедряется в яйцеклетку. В цитоплазме яйцеклетки он дегенерирует (рис. 3). Следовательно, слияние ядер спермия и яйцеклетки не происходит и зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки.

Образование центрального ядра до оплодотворения или одновременное тройное объединение полярных ядер со спермием не наблюдалось. Спермий сливается с одним из полярных ядер (рис. 2), и только позже завершается слияние со вторым полярным ядром. Таким образом, следует считать, что для *P. erecta* характерна псевдогамия.

Соотношение двойного оплодотворения, псевдогамии и фертильности пыльцы в процентном отношении подсчитывалось во всех исследуемых нами популяциях (см. таблицу).

Данные, приведенные в таблице, свидетельствуют о преобладании полового размножения у большинства исследуемых популяций (гора

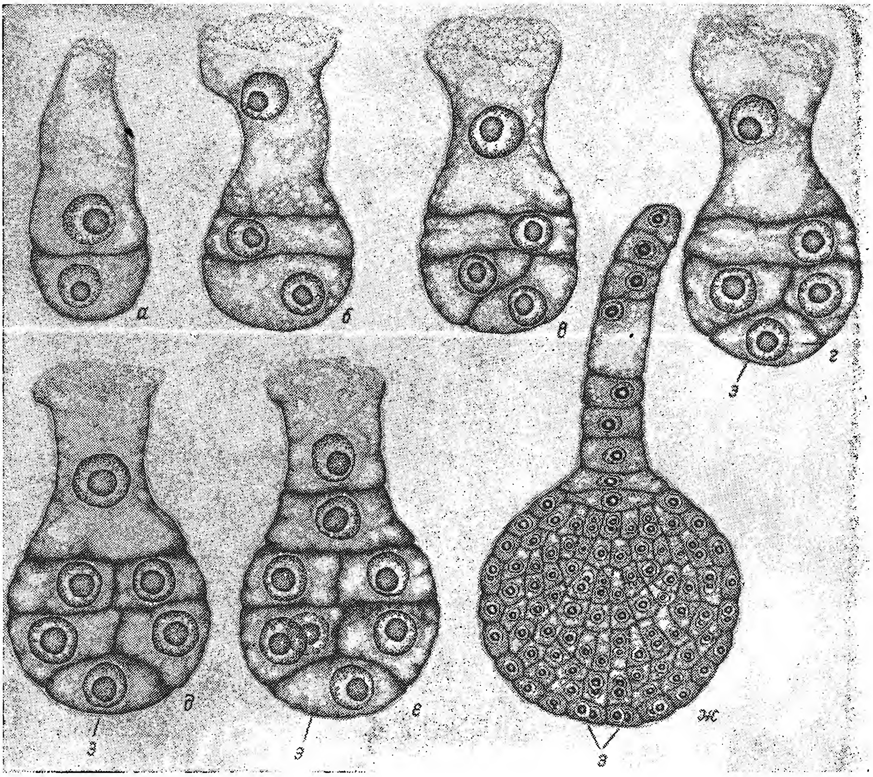


Рис. 4. Начальные стадии развития зародыша у *Potentilla erecta*.
э — эпифиза.

Яворник, урочища «Борканец» и «Скалка», гора Ровная и др.). Возможно, это следствие преобладания нормального прохождения мейоза при микро- и макроспорогенезе, а также формирования фертильной пыльцы и гаплоидного женского гаметофита. Преобладание апомиктического размножения в популяции горы Анталовецкая Поляна подтверждается низкой фертильностью пыльцы, апоспорической природой зародышевых мешков и отсутствием оплодотворения яйцеклетки.

Популяция *P. erecta* с горы Анталовецкая Поляна произрастает в условиях умеренно прохладного температурного режима северного склона. Сумма активных температур в году 1600° С, среднегодовая температура воздуха +4—5° С. Количество осадков достигает 1400 мм. Почвы тяжелые, суглинистые, умеренно влажные. Участок окружен буково-еловым лесом. Наблюдается интенсивное вегетативное размножение, что содействует закреплению апомиксиса.

Соотношение двойного оплодотворения, псевдогамии и фертильности пыльцы *Potentilla erecta* (L.) Hampe (в %, n=50)

Местонахождение	Фертильность пыльцы	Оплодотворение	Псевдогамия
Скалка	65	75—80	20—25
Костеривка	70	65—70	30—35
Борканец	75—80	90—95	5—10
Гора Плишка	45—50	50—55	45—50
Гора Анталовецкая Поляна	25—30	5—10	90—95
Гора Яворник	85—90	90—95	5—10
Гора Ровная	60	70—75	25—30

Первому делению ядра зиготы у половых биотипов и ядра яйцеклетки при псевдогамии соответствует 10—12-ядерный эндосперм. Деление в эндосперме (до 8—10 ядер) проходит синхронно, а дальше асинхронно. Стадия свободных эндоспермальных ядер у *P. erecta* сохраняется относительно долгое время. Особенных отличий в развитии эндосперма половых биотипов по сравнению с псевдогамными не наблюдалось, однако было замечено, что полярные ядра долго не сливаются, а при оплодотворении спермий сливается сначала с одним полярным ядром, а затем — со вторым.

Проведенное нами исследование начальных этапов развития зародыша *P. erecta* свидетельствует о том, что первое деление зиготы сопровождается образованием поперечной перегородки, в результате чего образуется двуклеточный зародыш (рис. 4, *а*). Непосредственно после этого базальная клетка снова делится поперечной перегородкой, вследствие чего возникает трехклеточный зародыш, клетки которого располагаются в три яруса (линейное расположение — рис. 4, *б*). Деление терминальной клетки происходит путем заложения наклонной перегородки (рис. 4, *в*), что впоследствии содействует отчленению клиновидной клетки — эпифизы (рис. 4, *г—е*), характерной для зародыша, развивающегося по типу Geum.

Обсуждение

А. Густафсон (Gustafsson, 1947) и Д. Ф. Петров (1964), анализируя генетическую теорию происхождения апомиксиса у покрытосеменных, отмечают, что возникновение регулярного апомиксиса обусловлено сочетанием ряда генетических факторов. Гены, определяющие элементы апомиксиса, возникшие вследствие мутаций, в основном рецессивные, как рецессивна и псевдогамия. Только при скрещивании возникают определенные сочетания элементов апомиксиса, что приводит к устойчивому апомиксису. Исследуя апомиксис у разных представителей *Rosaceae*, эти авторы пришли к выводу, что при скрещивании половых форм с апомиктами первое поколение F_1 оказывается половым, во втором — возникают апомикты. Расщепление в F_2 и в последующих поколениях содействуют образованию промежуточных сексуально-апомиктических форм и стойких апомиктов. Таким образом, учитывая вышеизложенное, следует считать, что в популяциях перекрестноопыляющихся растений практически возможно наличие как половых, так и апомиктических биотипов.

В пределах популяций *P. erecta* мы встречали разное процентное соотношение половых и апомиктических биотипов, равновесие которых было сдвинуто в сторону преобладания полового процесса (см. таблицу). Что же касается отдельных популяций, например с горы Плишка, то данная популяция является примером, где наблюдается почти динамическое равновесие половых и апомиктических биотипов. Доминирование того или другого способа размножения, вероятно, может зависеть от конкретных экологических условий, как это видно на примере популяции с горы Анталовецкая Поляна.

Одновременно следует согласиться с мнением А. Хакансона (Hakansson, 1946) и А. Мюнцинга (Müntzing, 1958а, б, в), что псевдогамия не является облигатной и половой процесс, как и псевдогамия, в той или иной степени всегда имеет место у видов, произрастающих в одинаковых экологических условиях.

Для нормального развития зародыша у лапчаток необходимы оплодотворение центрального ядра и развитие эндосперма половым путем. Зародыш у апомиктических диплоидных зародышевых мешков способен развиваться из диплоидной яйцеклетки без оплодотворения. Правда, в литературе (Rutishauser, 1947; Müntzing, 1958б) существует указание, что для гибридных форм других видов *Potentilla* не исключена возможность оплодотворения диплоидных яйцеклеток.

Как уже отмечалось, у апомиктических биотипов *P. erecta* слияние полярных ядер и образование центрального ядра задерживаются. Спермий прежде всего сливается с одним полярным ядром, и только после этого происходит полное тройное слияние, т. е. слияние со вторым полярным ядром. Одновременное оплодотворение яйцеклетки и слияние полярного ядра со спермием у апомиктических биотипов *P. erecta* мы не наблюдали. В яйцеклетке в таких случаях часто находится дегенерирующий спермий (рис. 2), следовательно, объединение ядра яйцеклетки со спермием не происходило. Вышеизложенное дает возможность судить о том, что оплодотворение диплоидных яйцеклеток у *P. erecta* отсутствует.

Хакансон (Hakansson, 1946), исследуя скандинавские популяции *P. erecta* Beck. и *P. argentea* L., причину стойкого неслияния полярных ядер объясняет апомиктичностью.

Таким образом, эмбриологические исследования популяций *P. erecta* свидетельствуют в пользу того, что у них половое воспроизведение доминирует над апомиктическим. Согласно классификации апомиксиса по В. А. Поддубной-Арнольди (1964), для *P. erecta* характерен факультативный апомиксис — нередуцированный партеногенез, связанный с псевдогамией (индуцированный партеногенез). М. П. Солнцева (1969), характеризуя происхождение зародыша при апомиксисе у покрытосеменных растений, особо выделяет псевдогамию как один из типов апомиксиса. Она же (Солнцева, 1970) отмечает, что существенный момент в характеристике апомиксиса — способ происхождения зародыша.

Необходимым условием для псевдогамного развития зародыша является образование эндосперма, которое обусловливается слиянием одного из спермиев с центральным ядром зародышевого мешка. Кроме того, стимулирующее влияние на яйцеклетку имеет и прорастание пыльцевой трубки в зародышевый мешок, а также проникновение спермия в цитоплазму яйцеклетки. Спермий внедряется в яйцеклетку, но не сливается с ее ядром, а дегенерирует; ядро же яйцеклетки и без слияния с ядром спермия приступает к делению. В результате образуется зародыш, имеющий ядра чисто женского происхождения. Таким образом, следует считать, что для *P. erecta* характерна псевдогамия, которая часто встречается у видов *Potentilla* и других родов сем. *Rosaceae*. Начало развития эндосперма предшествует первому делению ядра зиготы, что согласуется с данными Р. Чапик (Czapik, 1962a) по *P. arenaria* Borkh. А. Лебек (Lebeque, 1952), классифицируя *Rosaceae* в эволюционном аспекте на основании данных эмбриогении, выделяет группу *Potentilla*, куда в качестве типичных представителей относит роды *Potentilla*, *Geum*, *Fragaria*.

Развитие зародыша у представителей рода *Potentilla* протекает, как и у большинства *Rosaceae*, согласно типам эмбриогенетической классификации Р. Суэжа (Souèges, 1939) по типу Geum. Этот тип встречается и у других розоцветных. Солнцева (1961) этот тип развития зародыша отмечает для земляники. Н. С. Юрцева (1971) считает, что у земляники развитие зародыша идет согласно классификации Д. М. Джогансена (Jogansen, 1950) по типу Solanad с уклоном к вариации Nicotiana. Н. П. Березенко (1970) у земляники параллельно с типом Geum обнаружила отклонение к вариации Nicotiana. М. С. Яковлев (1958), подробно анализируя первый период эмбриогенической классификации Суэжа, отмечает, что здесь законы эмбриогении касаются зиготы и ее производных на протяжении первых четырех генераций. Рассматривая систему Суэжа, а именно серию В первого периода эмбриогенической классификации, следует отметить, что она является промежуточной между сериями А и С этого же периода. Это означает, что серия В — промежуточная между Т-образной и линейной тетрадами во второй клеточной генерации зародыша, так как при делении терминальной клетки образуется косая перегородка. Согласно второму мегархетипу второй группы серии В, куда принадлежит Geum-тип, деления должны проходить и в терминальной, и в базальной клетках. Первое поперечное деление происходит в базальной, а второе, приводящее к возникновению наклонной перегородки,— в терминальной клетке.

Г. Смит (Smith, 1963), изучая апомиктические биотипы *P. tabernaemontani* Aschers., в результате второго деления зародыша наблюдал образование трех ярусов клеток. По его мнению, в образовании зародыша принимает участие только терминальная клетка, базальная же, как это характерно для типа Solanad, образует только подвесок.

Как видно из вышеизложенного, литературные данные относительно эмбриогенеза травянистых *Rosaceae*, в том числе и для *Potentilla*, довольно противоречивы.

Просмотрев более 50 препаратов и около 100 семяпочек раннего развития зародыша, мы можем отметить, что четырехклеточная стадия зародыша соответствует типу Geum с наклонным положением перегородки терминальной клетки и отчленением клиновидной эпифизы, не характерной для типа Solanad. Об этом свидетельствуют и последующие этапы развития зародыша после четырехклеточной генерации (рис. 4, *г*—*е*), где четко выделяется эпифиза и видно, что в развитии зародыша принимает участие и базальная клетка; последнее также не типично для Solanad. Базальная клетка образует не только подвесок, но и гипокотиль, а также составные элементы корня. Однако это развитие первоначально напоминает Solanad-тип. На ранних этапах эмбриогенеза *P. erecta* развитие зародыша действительно имеет линейное трехклеточное строение, что характерно для типа Solanad вариации Nicotiana. Это трехъярусное строение, очевидно, и создает впечатление вариации Nicotiana, но у зародыша типа Geum линейное трехъярусное строение связано с поперечным делением базальной клетки, а не терминальной, как у типа Solanad.

Однако с образованием наклонной перегородки в терминальной клетке на четырехклеточной стадии зародыша последовательность его деления соответствует норме типа Geum, о чем свидетельствует отчленение эпифизы (рис. 4, *г*—*е*). В дальнейшем на ее основе формируется эпифизарная группа клеток, которая принимает участие в образовании точки роста и семядолей (рис. 4, *ж*).

Что же касается удлиненного, нитевидного, характерного для Solanad подвеска, то травянистые *Rosaceae* (Lebeque, 1952) по сравнению с древесными и кустарниковыми характеризуются нитчатым подвеском и ранним развитием зачатков гипокотиля, что у *P. erecta* хорошо выражено (рис. 4, *ж*).

Таким образом, можно сделать вывод, что развитие зародыша у *P. erecta* по классификации Суэжа протекает по типу Geum, а согласно классификации Джогансена (Jogansen, 1950), — по типу Asterad var. Geum.

В семяпочке, как правило, развивается один зародыш. Полиэмбриония у *P. erecta* в нашем материале не обнаружена, хотя Густафсон (Gustafsson, 1947) у *P. crantzii*, а Смит (Smith, 1963) у *P. tabernaemontani* указывали на случай полиэмбрионии. Чапик (Czapik, 1961) среди просмотренных ею 185 семяпочек *P. crantzii* на различных стадиях развития зародыша отметила только один случай полиэмбрионии.

Цитоэмбриологическое исследование некоторых популяций *P. erecta* показало, что они представляют собой большой апомиктически-половой комплекс особей. В его пределах наблюдается значительная вариабельность полового и апомиктического способов размножения.

Перекрестное опыление благодаря значительному проценту фертильности пыльцы, а также наличию нормального развития зародышевых мешков протекает нормально, происходит скрещивание половых форм с апомиктическими, псевдогамными. В результате в популяциях образуется определенное соотношение половых и апомиктических форм. Такое динамическое состояние популяций создает благоприятную почву для прогрессивного развития вида.

ЛИТЕРАТУРА

Березенко Н. П. (1970). Деякі питання біології запліднення та ембріогенез у суниці садової (*Fragaria grandiflora* Trh.). Укр. бот. ж., 27, 5. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1957). Оплодотворение как онтогенетический процесс. Бот. ж., 42, 11. — Петров Д. Ф. (1964). Генетически регулируемый апомиксис. — Поддубная-Арнольди В. А. (1964). Общая эмбриология покрытосеменных растений. — Солнцева М. П. (1961). Некоторые данные о процессе оплодотворения у *Fragaria ananassa* Duch. Бот. ж., 46, 3. — Солнцева М. П. (1969). Эмбриологическая классификация апомиксиса покрытосеменных. Генетика, 5, 8. — Солнцева М. П. (1970). Основы эмбриологической классификации апомиксиса покрытосеменных растений. В кн.: Апомиксис и селекция. М. — Сорокина Т. П. (1974). Морфологическое и цитологическое изучение потомства F_1 от скрещивания между различными видами *Potentilla* L. В кн.: Апомиктическое размножение и гетерозис. Новосибирск. — Юрцева Н. С. (1971). О развитии зародыша у садовой земляники. В кн.: V Всесоюзное совещание по эмбриологии растений. (Мат. совещ.). Кишинев. — Яковлев М. С. (1958). Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. В кн.: Пробл. бот., 3. М.—Л. — Czapik R. (1961). Embryological studies in the genus *Potentilla* L. I. *Potentilla crantzii.* Acta biol. Cracov, ser. bot., 4, 1. — Czapik R. (1962a). Embryological studies in the genus *Potentilla* L. II. *Potentilla arenaria.* Acta biol. Cracov, ser. bot., 5, 1. — Czapik R. (1962б). Embryological studies in the genus *Potentilla* L. III. Hybrids between *P. crantzii* and *P. arenaria.* Acta biol. Cracov, ser. bot., 5, 1. — Forenbacher A. (1914). Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung *Potentilla.* Bull. Akad. Zagreb, 2, 86. — Gustafsson A. (1947). Apomixis in higher plants. II. The causal agent of apomixis. Lunds univ., 43, 2. — Hakansson A. (1946). Untersuchungen über die Embryologie einiger *Potentilla* Formen. Acta Univ. Lund. (Avd. 2), 42, 5. — Jogansen D. A. (1950). Plant embryology. Waltham, Mass., USA. — Lebeque A. (1952). Recherches embryogeniques sur quelques Dicotylèdones Dialypétales. Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 2, 13.— Müntzing A. (1928). Pseudogamie in der *Potentilla.* Hereditas, 2, 11. — Müntzing A. (1958a). Further studies on intraspecific polyploidy in *Potentilla argentea.* Bot. notiser, 111, 1. — Müntzing A. (1958б). The balanse between apomictic and sexual reproduction in some hybrids of *Potentilla.* Hereditas, 44, 1. — Müntzing A. (1958в). Heteroploidy and polymorphism in some apomictic species of *Potentilla.* Hereditas, 44, 2—3. — Müntzing A., G. Müntzing. (1941). Some new results concerning apomixis, sexuality and polymorphism in *Potentilla.* Bot. Notiser : 238—278. — Rutishauser A. (1939). Zur Embryologie Pseudogamer *Potentillen.* Mitteil. Naturf. Ges., Schaffhausen, 15. — Rutishauser A. (1943a). Untersuchungen über die Fortpflanzung und Bastardbildung apomiktischer *Potentillen.* Ber. Schweiz. bot. Ges., 53 : 5. — Rutishauser A. (1943б). Konstante Art- und Rassenbastarde in der Gattung *Potentilla.* Mitteil. Naturf. Ges., Schaffhausen, 18. — Rutishauser A. (1945). Zur Embryologie apomiktischer *Potentillen.* Ber. Schweiz. bot. Ges., 55 : 19. — Rutishauser A. (1946). Über Kreuzungversuche mit pseudogamen *Potentillen.* Arch. Klaus-Stiff. Vererb Forsch., 21. — Rutishauser A. (1947). Untersuchungen über die Genetik der Aposporie bei pseudogamen *Potentillen.* Experientia, 3, 5. — Rutishauser A. (1948). Pseudogamie und Polymorphie in der Gattung *Potentilla.* Arch. Klaus-Stift. Vererb. Forsch., 23. — Rutishauser A. (1949). Untersuchungen über Pseudogamie und Sexualität einiger *Potentillen.* Ber. Schweiz. bot. Ges., 59.— Skalinska M., R. Czapik. (1958). Studies in cytology of the genus *Potentilla.* Acta biol. Cracov, ser. bot., 1.— Smith G. L. (1963). Studies in *Potentilla* L. I. Embryological investigations into the mechanism of agamospermy in British *P. tabernaemontani* Aschers. Phytologist, 5.— Souéges R. (1939). Embryogénie et classification. Actual. sc. et industr., 10.

Ужгородский
государственный университет.

Получено 30 XII 1974.

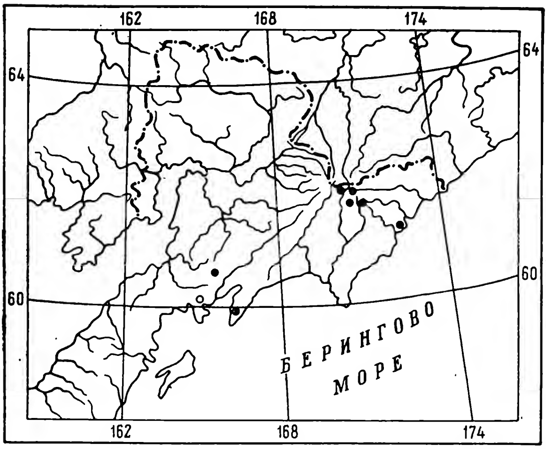
УДК 581.9 : 635.527.2 (571.66)

С. С. Харкевич

О РАСПРОСТРАНЕНИИ АРКТИЧЕСКИХ ВИДОВ *PHIPPSIA ALGIDA* (SOLAND.) R. BR. И *DUPONTIA PSILOSANTHA* RUPR. (*POACEAE*) В КАМЧАТСКОЙ ОБЛАСТИ

S. S. KHARKEVICH. ON THE DISTRIBUTION OF THE ARCTIC SPECIES *PHIPPSIA ALGIDA* (SOLAND.) R. BR. AND *DUPONTIA PSILOSANTHA* RUPR. (*POACEAE*) IN KAMTCHATKA DISTRICT

Впервые для Камчатской обл. приведены арктические злаки *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. (7 местонахождений) и *Dupontia psilosantha* Rupr. (1 местонахождение), выявленные в Северной Корякии и подтвердившие правильность отнесения этой территории к Корякскому району по «Арктической флоре СССР».



Распространение *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. (*черные кружки*) и *Dupontia psilosantha* Rupr. (*светлые кружки*) в Камчатской обл.

Молодая по возрасту арктическая флора отличается, как известно, слабым эндемизмом. В связи с этим особый интерес представляет изучение немногочисленных ее эндемов, в частности олиготипных эндемичных родов злаков *Phippsia* R. Br. (с иррадиациями в высокогорные районы умеренного пояса) и *Dupontia* R. Br. Хорошую базу для этого представляют выполненные в последние годы обработки этих родов для «Арктической флоры СССР» (Толмачев, 1964), а также для монографии Н. Н. Цвелева «Злаки СССР» (1976).

А. И. Толмачев (1964) приводит *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. в пределах Крайнего Северо-Востока СССР от Колымы до Берингова пролива, о. Врангеля, Беринговского побережья Чукотского п-ова и восточной части бассейна р. Анадырь; Цвелев (1976) указывает этот вид для Арктического и Охотского (Ольское плато) районов Дальнего Востока; А. П. Хохряков (1976) отмечает его в пределах южной части Магаданской обл. для Охотско-Колымского и Омолонского р-нов. Для Камчатской обл. этот род не приводился.

В 1974—1976 гг. автор при участии Т. Г. Буч и студентов Дальневосточного государственного университета В. Ю. Баркалова, М. Ю. Горшкова и А. Е. Кожевникова провел флористическое обследование Северной Корякии, т. е. территории Камчатской обл., лежащей севернее Камчатского перешейка. Был собран обширный гербарный материал, хранящийся в Дальневосточном региональном гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР в г. Владивостоке.

В результате обработки гербария выявлены не указывавшиеся ранее для Камчатской обл. роды *Phippsia* R. Br. и *Dupontia* R. Br. В административном отношении все местонахождения этих родов расположены в Олюторском р-не Корякского национального округа Камчатской обл. (см. рисунок).

Phippsia algida впервые выявлена в Камчатской обл. в 1974 г. (Буч, Харкевич, 1975; Харкевич, Буч, 1976). В верховье р. Ачайваям у подножья горы Ледяной (2562 м) она была собрана на высоте около 700 м над ур. м. 4 IX 1974 г. дважды: первый раз — на приречном галечнике, заливаемом после обильных дождей, где она росла в массе обособленными дерновинками, образованными без участия других видов растений, и второй раз — невдалеке от первого местонахождения, на сырых обкатанных камнях, утрамбованных долго залеживающимся снегом, в овражке надпойменной террасы вместе с *Ranunculus nivalis* L.

2 IX 1975 г. растения были собраны теми же коллекторами почти на самой южной оконечности п-ва Говен, севернее мыса Приметного. Росли они в массе на сырых отмелях в устье речки, затапливаемых в половодье

и во время сильных штормов. Там же встречены своеобразная приземистая поздноцветущая форма *Arabis kamtchatica* Fisch., а также *Deschampsia beringensis* Hult., *Poa malacantha* Kom., *Koenigia islandica* L., *Montia lamprosperma* L., *Sagina intermedia* Fenzl, *Stellaria crassifolia* Fhrh., *Cardamine bellidifolia* L., *Ranunculus hyperboreus* Rottb., *Saxifraga exilis* Steph. и др. Следует отметить, что здесь же, на галечнике, был собран в фазе вегетации один экземпляр *Melilotus*? *suaveolens* Ledeb., не указываемый для Северной Корякии, но известный из Приморья, Амура и Сахалина (Ворошилов, 1966). По-видимому, это результат заноса птицами.

7 IX 1975 г. Баркалов и Горшков собрали *Phippsia algida* почти на самой юго-западной окраине Корякского нагорья, на сопке 1185 м, расположенной северо-западнее с. Тиличики. Она встречена здесь в обращенном на юго-запад горном цирке в верховье речки на высоте около 700 м над ур. м. на сыром мелкоземисто-щебнистом склоне под снежником в сообществе с *Cardamine bellidifolia*, довольно крупные розетки которой с расположенными в виде гребешка плодами отмечены здесь в массе. Дерновинки злака имели вид борозд, простирающихся по склону вниз.

В 1976 г. *Phippsia algida* была собрана в четырех пунктах, находящихся в более возвышенной северо-восточной части Корякского нагорья. Баркалов и Кожевников собрали ее в цветущем состоянии 8 VII на приречном галечнике в долине верхнего течения р. Апукваям, на высоте около 800 м над ур. м. в сообществе с *Nardosmia gmelinii* Turcz. ex DC., юго-восточнее горы Моголай (1632 м). Автор и Т. Г. Буч собрали *Ph. algida* 27 VI на высоте 8—10 м над ур. м. у истока речки, вытекающей из оз. Красное, расположенного севернее бухты Наталии на берегу Берингова моря. Отмечена здесь в массе на заполненных мелкоземом участках среди крупных окатанных булыжников. Теми же коллекторами фиппсия была собрана также 12 VII на западном склоне перевала Апукваям-Укэлаят, на высоте около 900 м над ур. м. Встречена здесь в массе на насыщенном снеговой водой каменистом берегу ручья, вытекающего из снежника. На более дренированных участках на камнях отмечен в массе мох *Rhacomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid.[1] В тот же день Горшков и Кожевников собрали *Phippsia algida* на горе Ледяной, на сыром, местами затопленном каменистом берегу ручья на высоте около 1100 м над ур. м.

Согласно Б. А. Юрцеву (1964), род *Dupontia* R. Br. характеризуется как чисто тундровый, почти не заходящий в полосу лесотундры, чуждый специфически горным местообитаниям. В пределах советского Дальнего Востока *Dupontia psilosantha* Rupr. приводится им в основном для приморских солончаков района Чаунской губы (о. Айон, пос. Усть-Чаун), северного побережья Чукотской земли, Беринговского побережья Чукотского п-ова, о. Аракамчечен, залива Креста, устья Анадыря и южного побережья Анадырского залива. Обращает на себя внимание почти полное совпадение ареалов *Phippsia algida* и *Dupontia psilosantha* на северовостоке; несомненно, это вызвано общностью путей их расселения, а не является следствием недостаточной флористической изученности территории.

Н. Н. Цвелев (1976) вслед за Хультеном (Hultén, 1942) считает род *Dupontia* монотипным и, следовательно, вид *D. psilosantha* трактует в качестве подвида *D. fisheri* R. Br. ssp. *psilosantha* (Rupr.) Hult. В пределах Дальнего Востока он приводит этот таксон лишь для Арктического района.

Для Камчатской обл. *D. psilosantha* отмечена только Хультеном (Hultén, 1942, 1968), показавшим распространение этого таксона на контурных картах ареала для севера Камчатской обл., северной части перешейка и о. Карагинского. Основанием для этого послужило, по-видимому, цитированное им письменное сообщение П. Т. Новограбленова о находке вида в окрестностях с. Караги (Hultén, 1942), расположенного несколько южнее пос. Оссора Карагинского р-на Камчатской обл. Было бы желательно проверить наличие и достоверность определения этого образца в сборах П. Т. Новограбленова, хранящихся в Гербарии Московского государственного университета.

---

[1] Выражаю благодарность В. Я. Черданцевой за определение мха.

D. psilosantha собрана Баркаловым и Горшковым в фазе окончания цветения—начала плодоношения 2 VIII 1976 на берегу бухты Гека в Олюторском р-не Корякского национального округа Камчатской обл. (см. рисунок). Встречена здесь в массе западнее мыса Ара на затопляемом во время приливов тамповом лугу в устье речки, в осоково-злаковой группировке с *Carex vesicata* Meinsh., *Puccinellia hauptiana* V. Krecz. и небольшими группами с *Iris setosa* Pall., *Comarum palustre* L., *Rhodiola rosea* L., *Dendranthema arcticum* (L.) Tzvel. и др.

Произрастание представителей арктических родов *Phippsia* и *Dupontia* на территории Корякского р-на в понимании авторов «Арктической флоры СССР» подтверждает правильность отнесения района к области арктической флоры и свидетельствует о достаточной степени флористической обособленности п-ова Камчатка. В Камчатской обл. эти виды не выходят за пределы Корякского нагорья, и этим подчеркивается его обособленность в пределах Камчатской обл. Выявленные местонахождения дополняют хорологическую характеристику родов *Phippsia* и *Dupontia*. Нет сомнения, что при более детальном флористическом обследовании территории будут выявлены новые местонахождения *Phippsia algida*. Следует предположить также возможность выявления новых местонахождений и *Dupontia psilosantha*, особенно в пределах Парапольского и Пенжинского долов.

ЛИТЕРАТУРА

Буч Т. Г., С. С. Харкевич. (1975). К характеристике Корякского флористического района. Тез. докл. XII МБК. Л. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. — Толмачев А. И. (1964). Род *Phippsia* R. Br. В кн.: Арктическая флора СССР, 2. — Харкевич С. С., Т. Г. Буч. (1976). Сосудистые растения Северной Корякии. Бот. ж., 61, 8. — Хохряков А. П. (1976). Материалы к флоре южной части Магаданской обл. В кн.: Флора и растительность Магаданской области. Владивосток. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР.— Юрцев Б. А. (1964). Род *Dupontia* R. Br. В кн.: Арктическая флора СССР, 2. — Hultén E. (1942). Flora of Alaska and Jukon, 2, Lund. Leipzig. — Hultén E. (1968). Flora of Alaska and neighboring Territories.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 8 XII 1977.

УДК 581.527.5 : 582.475

И. Ф. Удра

О ВОЗНИКНОВЕНИИ *PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL (*PINACEAE*) И ФОРМИРОВАНИИ ЕГО АРЕАЛА

I. F. UDRA. ON THE RISE OF *PINUS PUMILA* (PALL.) REGEL (*PINACEAE*) AND THE FORMATION OF ITS AREA

Pinus pumila (Pall.) Regel — вид субарктического и субальпийского климата — генетически выделился из *P. sibirica* Du Tour во второй половине раннего плейстоцена на территории Колымского нагорья. Доказательством этому служит факт геологической обусловленности заселения *P. pumila* п-ова Камчатки и о. Карагинского, а также палеоботанические и флористические данные. Среднеплейстоценовое похолодание и регрессии моря обусловили миграцию *P. pumila* на юг от центра видообразования вдоль тихоокеанской прибрежной части Дальнего Востока. На о. Сахалин *P. pumila* переселился в позднем плейстоцене 65—40 тыс. лет тому назад. На Японские и южные

Курильские острова этот вид проник в последнее (вюрмское) похолодание около 20 тыс. лет тому назад. Миграция *P. pumila* на запад и юго-запад через высокогорные хребты осуществлялась в межледниковые периоды. Современные местообитания вида — севернее Колымского нагорья и в бассейне р. Лены — результат голоценового расселения.

Большинство исследователей считают, что *Pinus pumila* (Pall.) Regel является относительно молодым видом, который вычленился из *P. sibirica* Du Tour (Тихомиров, 1946; 1949; Попов, 1957; Васильев, 1958; Уткин, 1961, и др.). Однако данные о времени и месте возникновения вида и пути его расселения остаются слабо обоснованными до сих пор. Так, Б. А. Тихомиров (1946, 1949) предполагает, что *P. pumila* как вид образовался в третичный период на территории древней Ангариды, а по мнению В. Б. Сочавы (1945) — в это же время в Берингии. А. И. Уткин (1961) пришел к выводу, что данный вид возник на гольцах северо-восточной Азии в позднем плиоцене. А. И. Попова (1972) по данным спорово-пыльцевых анализов в Центральной Якутии утверждает, что видообразование *P. pumila* произошло в среднем плейстоцене. Разноречивые мнения о происхождении этого вида создают дополнительные трудности в интерпретации палинологических материалов, так как ископаемая пыльца рода *Pinus* имеет большой процент деформации.

На основе анализа палеоботанических и палинологических данных, а также геологических работ, связанных с развитием притихоокеанской части Дальнего Востока, мы ставим задачу уточнить место и время видообразования *P. pumila* и выяснить пути его расселения.

К предковому виду современных кедровых сосен Евразии некоторые ботаники относили *Pinus*, близкий к sp. *cembra* L. Такое представление в настоящее время можно обосновать рядом палеоботанических и палинологических материалов, а также анатомическими и морфологическими исследованиями хвои, пыльцы и шишек кедровых сосен (Моносзон-Смолина, 1949; Малышев, 1958; Петросьянц, 1967; Литвинцева, 1974; Куприянова, Литвинцева, 1974), подтверждающих общее сходство видов сосен секции *Cembra*. Окаменелые остатки *P. cembra* найдены на юге Маньчжурии еще в меловом периоде (Региональная стратиграфия Китая, 1963). В Восточной Азии ископаемые находки кедровых сосен датируются поздним миоценом (Дорофеев, 1972), а на западе Сибири пыльцевые зерна группы *Cembra* относят к палеогену (Заклинская, 1957). В Японии кедровую сосну отмечают как относящуюся к плиоцену (Геологическое развитие Японских островов, 1968). Многие данные подтверждают древность *P. cembra* в Европе (Дорофеев, 1964). Очевидно, предковый вид кедровых сосен в неогене был распространен спорадически по всей умеренной части Евразии. В дальнейшем, по-видимому, в результате грандиозных геологических перестроек поверхности континента произошла дизъюнкция ареала правида. В последующем длительная изоляция и особый климат — резкоконтинентальный в Сибири и муссонный в Восточной Азии — способствовали становлению новых видов кедровых сосен. В первом случае сформировался *P. sibirica* Du Tour, во втором — *P. armandii* Franch., из которого, видимо, в позднем плиоцене вычленился *P. koraiensis* Sieb. et Zucc. На систематическую близость последних видов указывал В. Л. Комаров (1949); об этом же свидетельствуют анатомическое строение хвои (Литвинцева, 1974) и морфологическое сходство шишек и пыльцы (Куприянова, Литвинцева, 1974). Экология и внешний облик этих видов настолько близки, что некоторые исследователи относили их к одному виду. Например, на о. Тайвань вместо *P. armandii* отмечалась *P. koraiensis* (Овсянников, 1930). В отдельных рефугиумах Европы (видимо, в Средиземноморье) с оптимальным для данного вида климатом сохранился *P. cembra*, близкий по морфологическим признакам к прародительской форме.

Pinus pumila — вид, произрастающий в тихоокеанской части Дальнего Востока с субарктическим и субальпийским климатом. Следовательно, его возникновение обусловлено существенным похолоданием климата, которое произошло во второй половине раннего плейстоцена (Лисун, 1972). Анализируя различные геологические, палеоботанические и флористические данные, мы пришли к выводу, что наиболее вероятным центром видообразования *P. pumila* является Колымское нагорье, занимающее площадь около 500 тыс. км². В данном районе в бассейнах рек Индигирки и Колымы были отмечены предельные северные находки ископаемой пыльцы *P. sibirica*, распространенного здесь в начале четвертичного периода, а также наиболее древние остатки *P. pumila* (Васьковский, 1959; Марков и др., 1961; Гольдфарб, 1972, и др.). Видимо, медленное поднятие огромной равнинной территории Колымского нагорья и раннеплейстоценовое похолодание климата способствовали дифференциации *P. sibirica*, произраставшего в экстремальных условиях, и вычленению нового вида.

Возникший вид обычно при благоприятных условиях распространяется радиально. В данном случае вид, сформированный на пределе произрастания *P. sibirica*, не имел широких возможностей для расширения ареала на север и запад. Суровые похолодания и значительные локальные оледенения являлись препятствием для миграций на север, а крупные горные цепи с ледниками — на запад. Известно, что в плейстоцене не было условий для произрастания древесной растительности на Чукотке (Hopkins, 1959; Юрцев, 1973), а по данным А. И. Поповой (1972) в Центральной Якутии пыльца *P. pumila* появилась в незначительном количестве только в среднем плейстоцене, а ее максимум отмечен в позднем плейстоцене. Это объясняется тем, что миграция данного вида на запад и юго-запад от центра видообразования через высокогорные хребты осуществлялась уже в межледниковые периоды (миндель—рисс, рисс—вюрм). Современные местообитания *P. pumila* — севернее Колымского нагорья и в бассейне р. Лены — результат послеледникового голоценового расселения вида.

Материалы всех палинологических исследований свидетельствуют о южных направлениях миграции *P. pumila* в основном вдоль тихоокеанской прибрежной части Дальнего Востока. Вышеуказанные концепции подтверждаются особенностями распространения этого вида на п-ов Камчатку и прилегающие к нему острова, а также на Сахалин и Японские острова. Геологические данные свидетельствуют, что Камчатка перешла в континентальное состояние и впервые соединилась с материком в позднем плиоцене (Власов, Чемеков, 1950; Любимова, 1961; Горячев, 1966). Однако в начале четвертичного периода она была островом (Власов, Чемеков, 1950). Только в конце раннего плейстоцена Камчатка вновь соединилась с материком. В это время *P. pumila* проник на Камчатку по перешейку, соединяющему полуостров с материком вблизи Колымского нагорья, где он уже сформировался как самостоятельный вид.

P. pumila произрастает только на одном из островов в Беринговом море — Карагинском. Остров размещен вблизи восточного побережья Камчатки, у перешейка, на расстоянии 45—70 км. В конце раннего плейстоцена он был еще соединен с полуостровом. Окончательно о. Карагинский отделился от Камчатки в первое межледниковье плейстоцена (Власов, Чемеков, 1950).

Учитывая довольно быструю потерю всхожести кедровых орешков (Овсянников, 1930), особенно при пребывании их в морской воде, и невозможность переноса шишек на такое далекое расстояние кедровками, следует признать, что переселение *P. pumila* на остров произошло до его окончательного отделения, т. е. в конце раннего плейстоцена. Эти факты являются доказательством того, что *P. pumila* образовался во второй половине раннего плейстоцена на материке относительно близко от Камчатки, а не в пределах границ древней Берингии, частью которой являлась Камчатка и прилегающие к ней острова (Командорские, Алеутские). На указанных островах данный вид отсутствует. Следовательно, распад Берингии произошел значительно раньше возникновения и распространения рассматриваемого вида. В связи с вышеизложенным также несостоятелен вывод Поповой (1972) об образовании *P. pumila* на территории Якутии в среднем плейстоцене.

Под воздействием еще более суровых похолоданий в среднем плейстоцене и неоднократных регрессий мирового океана, в результате чего обнажались значительные мелководные территории Охотского моря, *P. pumila* ускоренно распространялся в южных направлениях. Благодаря широкой экологической приспособляемости вида, возможности его произрастания «начиная с песков и скал морского берега до верхней части субальпийской области» (Овсянников, 1930), а также на заболоченных равнинах — «марях» и тундрах, он распространился вплоть до Японии. Его расселению на значительные расстояния содействовали птицы (кедровки, сойки), грызуны (бурундуки, белки), а также оно шло по горным рекам и ручьям. Такая широкая миграция вида, по-видимому, была также обусловлена значительным обеднением лесной флоры под влиянием похолоданий и как следствие уменьшением конкуренции других лесообразующих видов. Так, многочисленные палинологические данные свидетельствуют о вымирании в Сибири и на Дальнейм Востоке в это время многих широколиственных пород и *Tsuga* sp. (Боярская, Малеева, 1967; Попова, 1972) и о миграции более выносливых видов на юг, на территорию Китая.

Кроме того следует учесть, что значительные пространства мелководной акватории Охотского моря с островами (Шантарские, Ольский, Иоли и, возможно, часть Курильских) входили в состав материка и были отделены от него только в конце четвертичного периода (Кулаков, 1973). Все это содействовало расселению *P. pumila* на огромных пространствах Дальнего Востока и Сибири.

Отсутствие связи Сахалина с материком в раннем и среднем плейстоцене дает нам возможность предположить, что *P. pumila* смог мигрировать на остров только в позднем плейстоцене. Геологические материалы устанавливают время соединения Сахалина с материком — около 65—40 тыс. лет тому назад (Гальцев-Безюк, 1964, 1968, 1972; Александрова, 1972, и др.). *P. pumila* произрастал уже в это время в бассейне нижнего Амура и через перешеек распространился на острове, что в свою очередь способствовало его миграции на Японские острова. Это произошло уже в последнее сильное вюрмское похолодание, около 20 тыс. лет тому назад. В это время Сахалин соединялся с Хоккайдо, а последний, по-видимому, на короткое время соединялся с о. Хонсю (Гальцев-Безюк, 1964, 1968, 1972; Геологическое развитие Японских островов, 1968). По крайней мере пролив Цугару только тогда был мелководным и узким (Геологическое развитие Японских островов, 1968), что могло способствовать переносу орешков *P. pumila* кедровками.

Другой путь миграции *P. pumila* — с Камчатки на Курильские острова — был более труден и не имел такого же значения для расселения вида на Японские острова. Несмотря на неоднократные регрессии моря в плейстоцене и соединение части Курильских островов между собой и с Камчаткой (Горячев, 1966; Кулаков, 1973), видимо, только во время вюрмского похолодания, когда наблюдался наиболее низкий уровень моря, *P. pumila* заселил южные Курильские острова — Уруп, Итуруп и Кунашир.

В настоящее время ареал *P. pumila* расширяется. При отсутствии антропогенного воздействия этот вид занимает все новые территории, произрастая даже в подлеске дубовых лесов из *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова А. Н. (1972). Стратиграфия четвертичных отложений и некоторые вопросы палеогеографии четвертичного периода острова Сахалина. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М. — Боярская Т. Д., Е. М. Малеева. (1967). Развитие растительности Сибири и Дальнего Востока в четвертичном периоде. — Васильев В. Н. (1958). Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. В кн.: Материалы из истории флоры и растительности СССР, 3. М.—Л. — Васьковский А. П. (1959). Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы, Индигирки и на северном побережье Охотского моря. В кн.: Ледниковый период на территории Европейской части СССР и Сибири. М. — Власов Г. М., Ю. Ф. Чемеков. (1950). Основные этапы формирования рельефа полуострова Камчатки в четвертичный период и его геоморфологическое районирование. Изв. ВГО СССР, 3. — Гальцев-Безюк С. Д. (1964). О соединении Сахалина с материком и о. Хоккайдо в четвертичное время. Изв. АН СССР, сер. геогр., 1. — Гальцев-Безюк С. Д. (1968). Движение береговой линии Сахалина в антропогене. В кн.: Проблемы четвертичного периода. Тез. докл., Хабаровск. — Гальцев-Безюк С. Д. (1972). К вопросу о движении береговой линии о. Сахалина в антропогене. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М. — Геологическое развитие Японских островов. (1968). — Гольдфарб Ю. И. (1972). Стратиграфия четвертичных отложений верховьев Колымы. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М. — Горячев А. В. (1966). Основные закономерности тектонического развития Курило-Камчатской зоны. — Дорофеев П. И. (1964). Развитие третичной флоры СССР по данным палеокарпологических исследований. Автореф. докт. дис., Л. — Дорофеев П. И. (1972). Третичные флоры бассейна р. Омолоя. В кн.: История флоры и растительности Евразии. М. — Заклинская Е. Д. (1957). Стратиграфическое значение пыльцы голосеменных кайнозойских отложений Павлодарского Прииртышья и Северного Приаралья. Тр. Инст. геол. АН СССР, 6. — Комаров В. Л. (1949). Флора Маньчжурии, 1. — Кулаков А. П. (1973). Четвертичные береговые линии Охотского и Японского морей. — Куприянова Л. А., М. В. Литвинцева. (1974). Группа *Cembra* рода *Pinus*, ее объем и связи по палинологическим данным. Бот. ж., 59, 5. — Лисун А. М. (1972). К вопросу о раннеплейстоценовом похолодании на территории Центральной Якутии. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М. — Литвинцева М. В. (1974). Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов группы *Cembra* рода *Pinus*. Бот. ж., 59, 10. — Любимова Е. Л. (1961). Камчатка (физико-географический очерк). — Малышев Л. И. (1958). Применение анатомического метода для целей определения сосен и выявления их филогении. Тр. ВСФ АН СССР, сер. биол., 7. — Марков К. К., М. П. Гричук, Г. И. Лазуков. (1961). Основные закономерности развития природы территории СССР в четвертичном периоде (ледниковом периоде — антропогене), 1. — Моносзон-Смолина М. Х. (1949). К вопросу о морфологии пыльцы некоторых видов рода *Pinus*. Бот. ж., 34, 4. — Овсянников В. Ф. (1930). Хвойные породы. — Петросьянц М. А. (1967). Морфология пыльцы хвойных. В кн.: Ископаемые споры и пыльца Европейской части СССР и Средней Азии. М. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири, 1. — Попова А. И. (1972). Основные моменты истории развития растительности Якутии в четвертичном периоде. В кн.: Проблемы изучения четвертичного периода. М. — Региональная стратиграфия Китая. (1963). — Сочава В. Б. (1945). Элементы растительного покрова Северного Сихотэ-Алиня и их взаимоотношение. Сов. бот., 13, 1. — Тихомиров Б. А. (1946). К происхождению ассоциаций кедрового стланика. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.—Л. — Тихомиров Б. А. (1949). Кедровый стланик, его биология и использование. Изд. МОИП, отд. бот., 6 (14). — Уткин А. И. (1961). Кедровый стланик на северо-западной окраине ареала и история его распространения. Тр. Инст. леса и древесины, 50. — Юрцев Б. А. (1973). Проблемы позднекайнозойской палеогеографии Берингии (в ботанико-географическом освещении). В кн.: Берингийская суша и ее значение для развития голарктических флор и фауны в кайнозое. Тез. докл., Хабаровск. — Hopkins D. M. (1959). Cenozoic hystory of the Bering land bridge. Science, 129.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного,
Ан УССР,
Киев.

Получено 12 X 1977.

УДК 581.9 (285.2)

В. А. Белова

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ СОВРЕМЕННОЙ ФЛОРЫ В КОТЛОВИНАХ БАЙКАЛЬСКОЙ РИФТОВОЙ ЗОНЫ

V. A. BELOVA. WAYS OF FORMATION OF MODERN FLORA IN INTERMOUNTAIN DEPRESSIONS OF THE BAIKAL RIFT ZONE

Байкальская рифтовая зона общей протяженностью 2500 км расположена в центре азиатского материка. Она представляет собой сложную систему линейных структур, состоящих из горных хребтов (Хамар-

Дабан, Байкальский, Кодар и др.) и межгорных впадин (Байкальская, Хубсугульская, Тункинская, Баргузинская) (Флоренсов, 1968). Рифтовая зона является тектонически исключительно активной областью. Здесь динамика природных процессов резко отличается от таковых сопредельных территорий. Это обусловило особую сложность современной природной обстановки, которая отразилась прежде всего на составе растительного покрова как котловин, так и их горного обрамления.

Рифтовая зона является рагионом, где проходят рубежи нескольких крупных фратрий растительных формаций: таежной — Урало-Сибирской, Берингийской и Ангаридской; степной — Монголо-Китайской; альпинотипной — Алтае-Тянь-Шанской и горно-тундровой, которые занимают обширные пространства в Северной Азии (Сочава, 1964). Формирование сообществ этих фратрий растительных формаций происходило в разное время и знаменовало собой не только определенные этапы в развитии флоры и растительности, но и всей природной обстановки региона (Белова, 1973).

В исследованиях использовались данные палинологических анализов, проведенных в Байкальской, Чарской, Баргузинской, Тункинской, Хубсугульской котловинах (Белова, 1969, 1970, 1975а, б, в). Они были получены в результате пофациального изучения кайнозойских отложений котловин, включая и донные осадки озера Байкал, с последующей обработкой материала на ЭВМ по специально разработанной программе (Белова, 1968, 1975в). Возраст флор подтвержден результатами калий-аргонового, палеомагнитного анализов и серией радиоуглеродных датировок.

Процесс формирования современной флоры и растительности тесно связан с тектоническими преобразованиями рельефа в регионе, и поэтому он подразделяется нами на три крупных этапа: доорогенный (до позднего олигоцена включительно), раннеорогенный (миоцен) и новобайкальский (плиоцен—голоцен).

Флора доорогенного этапа рассматривается как исходная, на базе которой шло формирование флоры последующего раннеорогенного этапа. Поэтому мы считаем необходимым коротко остановиться на ее характеристике. Доорогенный рельеф региона представлял пенепленизированную многоозерную равнину с абсолютными превышениями до 500 м. Равнина была покрыта широколиственными и хвойно-широколиственными лесами. В зоне зарастания озер имелись гидромезофитные группировки из видов *Glyptostrobus*, *Nyssa*, *Taxodium*. Флора, определенная из верхнеолигоценовых осадков, включает 48 семейств и родов цветковых и споровых растений. Она представлена в основном такими родами, которые в настоящее время широко распространены в Северном полушарии от умеренной лесной зоны до южных субтропиков. Флору можно разделить на две экологические группировки: голарктическую и тропическую. Голарктическая группа разделена на 6 географических подгрупп. Наиболее многочисленна панголарктическая подгруппа (18 родов и семейств). Вторая большая подгруппа — американо-средиземноморско-азиатские роды (*Castanea*, *Celtis*, *Liquidambar*, *Juglans*). К ней отнесены такие роды (*Pterocarya*, *Zelcova*), ареалы которых охватывают только Средиземноморье и Восточную Азию. В американо-евразиатскую подгруппу объединены 7 родов, к которым относятся широколиственные, ареалы которых ограничены умеренными и южными широтами Северной Америки, Южной Европы, Юго-Восточной Азии. Американо-восточноазиатская подгруппа представлена родами *Liriodendron*, *Magnolia*, *Nyssa*, *Tsuga*, *Carya*, виды которых распространены в двух изолированных областях умеренных и южных широт Северной Америки и Юго-Восточной Азии. Восточноазиатская подгруппа насчитывает 4 рода: *Glyptostrobus*, *Sophora*, *Platycarya*, *Keteeleria*, которые распространены в умеренных и южных широтах Восточной Азии. Североамериканская подгруппа содержит виды рода *Taxodium*. Особое место в составе олигоценовой флоры занимают тропические формы (сем. *Moraceae* и *Myrtaceae* и род *Cerato-*

pteris). Состав олигоценовой флоры свидетельствует о довольно широких географо-генетических связях с флорой Северной Америки, Южной Европы, Юго-Восточной Азии. В состав флоры доорогенного этапа уже входят роды *Tsuga*, *Keteeleria*, *Abies*, *Picea*, которые обычно рассматриваются как лесообразователи темнохвойного таежного комплекса (Толмачев, 1954).

Раннеорогенный этап (миоцен) характеризуется активизацией тектонических процессов, которые сопровождались медленным поднятием Байкальского свода. Растительный покров был представлен смешанными мезофитными широколиственными лесами на водоразделах и широколиственно-хвойными лесами на горных склонах. Гидромезофитная формация (*Taxodium*, *Alnus* и др.) характеризовала весьма однообразный ландшафт миоценовых болот, роль которого была второстепенной и топографически ограниченной.

Систематический состав флоры этого этапа уже значительно беднее предшествующего. Процесс обеднения прослеживается на протяжении всего миоцена (36 родов — в раннем миоцене, 22 рода — в позднем). На границе раннего и среднего миоцена полностью исчезают тропические формы. В восточноазиатской подгруппе из состава флоры выпадают *Glyptostrobus*, *Platycarya*. На границе среднего и позднего миоцена исчезает североамериканский род *Taxodium*. Наиболее многочисленной остается американо-евразиатская подгруппа (*Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Ulmus*, *Acer*, *Tilia*). Увеличиваются численность панголарктических родов и их роль в составе растительного покрова. Появляются роды, которые принадлежат к ксерофитным травянистым и кустарниковым формам (*Ephedra*, *Atriplex* и др.). Возможно, что они послужили ядром для формирования степных формаций.

С плиоцена начинается «новобайкальский» этап резкого усиления тектонических движений. Растительность Южно-Байкальской и Тункинской котловин приобретает уже горный облик с четкой высотной дифференциацией. Леса днищ котловин были представлены сообществами субнеморального типа с доминированием видов *Tsuga*, *Abies*, *Picea*, *Pinus*. Плиоценовая флора представлена 19 родами. Наиболее многочисленной остается американо-евразиатская подгруппа, но роль доминантов принадлежит уже родам панголарктической подгруппы.

Следующий этап связан со стабилизацией тектонических процессов. Он охватывает промежуток времени от раннего до среднего эоплейстоцена включительно. Растительность этого этапа была представлена степными и лесостепными группировками. Смешанные хвойные леса с примесью неморальных элементов были распространены в долинах и на наветренных склонах. С этим этапом мы связываем обогащение ксерофитных ценозов степными травянистыми формами монголо-китайского происхождения. Флора раннего и среднего эоплейстоцена насчитывает 41 таксон, при этом в панголарктической подгруппе 21 из 29 таксонов принадлежат травянистым растениям семейств *Chenopodiaceae*, *Compositae*, родов *Ephedra*, *Atriplex*, *Artemisia*, секции *Seriphidium*. Кроме того, здесь имеются представители американо-евразиатской, американо-восточноазиатской и американо-средиземноморско-азиатской подгрупп, но роль их в составе растительного покрова незначительна. Появляются сибиро-монгольские виды типа *Ulmus pumila* L., манчжуро-охотские — *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring.

С конца среднего эоплейстоцена начинается новая активизация тектонических процессов, формируются молодые котловины типа Чарской, образуется единая Байкальская впадина. Растительный покров региона был представлен в основном темнохвойными и светлохвойными горнотаежными лесами с примесью широколиственных элементов в нижнем поясе гор. На теневых склонах и в центре котловины были распространены степные и лесостепные группировки. Во флоре этого этапа насчитывается 27 таксонов, из которых 18 родов и семейств принадлежат к панголарктической подгруппе. Появляются виды, имеющие восточноазиатскоберингийский ареал: *Pinus pumila* L., *Betula ermanii* L. и др. Количественный и качественный составы остальных подгрупп остаются неизменными.

С раннеплейстоценовым этапом связано формирование среднегорного рельефа в Байкальской и Тункинской котловинах. Начинается подъем главного широтного свода Кодаро-Удоканской горной страны. Растительность этого этапа характеризуется резким сокращением участия широколиственных элементов в составе горно-таежного пояса. Начинается оформление субальпийского и подгольцового поясов. Флора характеризуется увеличением роли сибиро-монгольских видов (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr). Появляются ангаридские (*Betula exilis* Sukacz.) и арктоальпийские (*Polygonum viviparum* L. и др.) виды.

Позднеплейстоценовый этап характеризуется интенсивным поднятием горных хребтов по всему региону, которое совпало с глобальным похолоданием климата. Это привело к образованию здесь ледников горно-долинного типа. Смены растительности ледниковых и межледниковых эпох не имели катастрофического характера, проявлявшегося в замене по всему региону одного зонального комплекса другим. Они носили пульсирующий характер, выражавшийся в смене роли определенных типов сообществ в сложении растительного покрова и перераспределении площадей, занятых ими. Во флоре этого этапа доминируют роды панголарктической подгруппы. Усиливается роль таких ангаридских видов, как *Larix gmelinii*, *Betula exilis*, *Selaginella sibirica*.

Более полное представление о сложности флористического состава позднего плейстоцена дают результаты анализа флоры, определенной по пыльце и карпологическим остаткам из отложений каргинского времени (26 250±300-СОАН-577). Здесь из 134 таксонов 129 принадлежит семействам и родам панголарктической подгруппы. Из них можно выделить евро-сибирские виды: *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *Gypsophyla paniculata* L., *Chenopodium rubrum* L., *Ceratophyllum submersum* L.; сибиро-монгольские виды: *Pinus sibirica*, *Ephedra monosperma* C. A. Mey., *Ranunculus pedatifidus* Smith, *Polygonum alpinum* All.; древнесредиземноморские: *Najas marina* L., *Scirpus maritimus* L.; арктоальпийские виды: *Alnaster fruticosa* Rupr., *Dryas octopetala* L., *Oxyria digyna* (L.) Hill и др. Американо-евразиатская подгруппа представлена родами *Tilia*, *Quercus*, *Ulmus*, *Corylus*. Среди них есть виды, имеющие более ограниченный ареал. Это восточноазиатский вид *Corylus heterophylla* Fisch. ex Bess., сибиро-монгольский вид *Ulmus pumila*. Сохранился, возможно, в виде реликта американо-восточноазиатский род *Tsuga*.

Окончательное оформление современного растительного покрова изучаемого региона произошло только в позднем голоцене. В его флоре среди родов и семейств древесных, кустарниковых и травянистых форм доминируют представители панголарктической подгруппы.

Таким образом, начиная с миоцена, преобразование систематического состава флоры горных систем и котловин Байкальской рифтовой зоны шло двумя путями. Доминирующим был процесс последовательного выпадения из состава флоры и растительности термофильных элементов по мере постепенного орографического обособления региона и похолодания климата, ослабления географических связей с флорами Южной Европы, Северной Америки, Восточной Азии. Значительно более скромную роль играл процесс появления новых, ранее не произраставших здесь родов. Последние представлены в основном травянистыми формами и в меньшей степени — кустарниковыми и древесными. Некоторые из них заняли ведущую роль в формировании растительного покрова региона: *Larix gmelinii*, *Pinus pumila*, *Betula exilis* и др. Происходил процесс интенсивного видообразования (Малышев, 1965). Самым древним для данного региона является флористический комплекс темнохвойных лесов, сохранивший в своем составе целый ряд неморальных элементов. Формирование его ядра прослеживается непрерывно от миоцена. Флористическое ядро степных формаций имеет тоже довольно древние корни. Оно тесно связано с ксерофитными ценозами миоцен-плиоценовых неморальных формаций. Значительное обогащение его степными элементами произошло в эоплейстоцене, когда по сквозным долинам сюда хлынула волна монгольской степной флоры. Основные компоненты берингийского комплекса появились уже в позднем эоплейстоцене. Самым молодым является ангаридский флористический комплекс. Появление его компонентов отмечается уже в позднем эоплейстоцене, а становление связано с верхнеплейстоценовым похолоданием и усилением континентальности климата.

ЛИТЕРАТУРА

Белова В. А. (1968). Применение методов регрессионного, дисперсионного и корреляционного анализа при интерпретации результатов палинологических исследований для палеогеографических реконструкций. В кн.: Математические методы в географии. Изд. МГУ. — Белова В. А. (1969). Палинологическое обоснование стратиграфии четвертичных отложений Чарской котловины. В кн.: Вопросы геологии Прибайкалья и Забайкалья, вып. 6, ч. 4. Чита. — Белова В. А. (1970). Некоторые особенности формирования Байкальской котловины в плейстоцене. В кн.: Вопросы геологии Прибайкалья и Забайкалья, вып. 7, ч. 3. Чита. — Белова В. А. (1973). Природные условия котловин Байкальской рифтовой зоны в позднем кайнозое. Тр. III междунар. палинологич. конф. В кн.: Палинология плейстоцена и голоцена. М. — Белова В. А. (1975а). История развития растительности котловин Байкальской рифтовой зоны в позднем кайнозое. — Белова В. А. (1975б). Палинологическое обоснование палеогеографических изменений Байкальской котловины в позднем кайнозое. — Белова В. А. (1975в). Применение статистических методов при интерпретации результатов палинологического анализа в котловинах байкальского типа. В кн.: Материалы по стратиграфии и палеогеографии Восточной Сибири. М. — Кулаков В. С., В. А. Белова. (1975). Четвертичная палеогеография бассейна озера Хубсугул. В кн.: История озер и внутренних морей аридной зоны. Л. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Сочава В. Б. (1964). Макет новой карты растительности мира. В кн.: Геоботаническое картографирование. М.—Л. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. — Флоренсов Н. А. (1968). Байкальская рифтовая зона и некоторые задачи ее изучения. В кн.: Байкальский рифт. М.

Лимнологический институт
СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 22 IX 1977.

УДК 582.26 : 543.272

Э. Б. Мотеюнене, Д. П. Марчюлёнене,
Н. А. Гудавичене, Л. Н. Воробьев

ИЗБИРАТЕЛЬНОЕ ПОГЛОЩЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РАДИОНУКЛИДОВ КЛЕТОЧНЫМИ КОМПАРТМЕНТАМИ ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

E. B. MOTEUNIENĖ, D. P. MARCHIULIONIENĖ, N. A. GUDAVICHIENĖ, L. N. VOROBIOV. SELECTIVE ABSORPTION OF SOME RADIONUCLIDES BY THE CELLULAR COMPARTMENTS OF *CHAROPHYTA*

Показано, что поступление в харовые водоросли цезия-137, стронция-90 и церия-144 и их накопление зависят от избирательной проницаемости клеточной оболочки и плазмалеммы. Проницаемость регулируется как соотношением химических аналогов радионуклидов в среде, так и уровнем клеточного метаболизма.

Харовые водоросли служат важным звеном в миграции радионуклидов в водоемах и удобным объектом для изучения процессов и механизмов их накопления (Марчюлёнене и др., 1973). Интернодальные клетки этих водорослей, ставшие классическим объектом исследования избирательного накопления ионов (Osterhout, 1957; Dainty, 1962), являются весьма удобной хеморадиоэкологической моделью. Изучение биофизических параметров мембран харовых водорослей (мембранные потенциалы и электропроводность), а также возможность проведения анализов химического состава и поглощения радиоактивных элементов в отдельных компартментах, или фазах клетки (клеточная оболочка, протоплазма, вакуоль), позволяют раскрыть закономерности избирательного ионного обмена между клеткой и средой.

В настоящей работе исследовали накопление цезия-137, стронция-90 и церия-144 в компартментах клеток харовых водорослей *Nitella syncarpa* (Thuill). Kutz, *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Grov., *Chara fragilis* Desvaux, *Ch. tomentosa* L. Параллельно изучали действие Sr^{2+} и Cs^{+}, а также их химических аналогов Ca^{2+} и K^{+} на биоэлектрические параметры этих водорослей.

Целью работы было выявление мембранных барьеров, регулирующих проникновение радионуклидов, и изучение их функционирования при изменении ионного состава среды и уровня клеточного метаболизма.

Водоросли собирали в озерах Жувинтас, Дуся и в прудах Траку Воке Литовской ССР (Мотеюнене и др., 1975). Радионуклиды в аквариумы вносили в виде хлоридов из расчета 10^{-5} Кюри/л.

В каждый аквариум, содержащий 1.5 л профильтрованной озерной воды с радионуклидами, помещали отдельные клетки водорослей, длина которых составляла от 2 до 21 см. Пробы отдельных фаз клетки и воды из аквариумов отбирали одновременно через 1, 2, 4, 8 и 16 суток. Для каждой экспериментальной точки брали по две параллельные пробы компартментов клетки и четыре параллельные пробы воды (по 1 мл каждая). Взятые из аквариумов опытные клетки промывали в чистой воде и обсушивали фильтровальной бумагой. После этого клетки разделялись на вакуолярный сок, протоплазму и клеточную оболочку. Такому разделению интернодальных клеток *Charophyta* способствует их структура, что и было использовано многими авторами для разных целей (Kamiya, Kuroda, 1957; Hampson, 1966). В этих клетках ярко выражена центральная вакуоль, окруженная цитоплазматической мембраной — тонопластом; вокруг вакуоли расположена протоплазма, окруженная другой цитоплазматической мембраной — плазмалеммой — и клеточной оболочкой. Как отмечает Нобел (1973), вскрыв такую крупную клетку с одного конца, можно удалить из нее порознь цитоплазму и содержимое вакуоли и определить содержание ионов в каждой фазе. В своих исследованиях мы придерживались методики Хампсона, согласно которой разделение клетки производили следующим образом. Отрезав один конец клетки, удаляли вакуолярный сок, который обычно вытекает сам или при легком нажиме пинцетом вдоль клетки. В этот момент важно следить, чтобы вместе с вакуолярным соком не вытекала и протоплазма, что сразу же можно обнаружить по цвету и консистенции препарата (вакуолярный сок — прозрачный и жидкий, а протоплазма — зеленого цвета и более густая). Далее с помощью пинцета выдавливали протоплазму, с которой иногда выходит и остаток вакуолярного сока. Примесь в вакуолярном соке была столь незначительной, что влиянием на концентрацию радионуклидов в протоплазме можно пренебречь. Такого мнения придерживался и Хампсон (Hampson, 1966) при изучении накопления церия-144 в клетках *Nitella opaca*.

Клеточную оболочку получали, отрезая два конца клетки и сильным нажимом пинцета вдоль всей клетки освобождая ее от протоплазмы.

Протоплазму и клеточный сок помещали на стандартные алюминиевые тарелочки и сразу же взвешивали на аналитических весах, после чего высушивали под ИК лампой и вновь взвешивали. Пробы клеточной оболочки приготавливали следующим образом: высушивали в сушильном шкафу при 100—110° С до постоянного веса, высушенный материал растирали и приготавливали пробы для радиометрического измерения, вес одной пробы не превышал 10—15 мг.

Радиометрические измерения проб вели на установке ДП-100 с торцовым счетчиком МСТ-17.

Мерой способности накапливать радионуклиды компартментами клетки служил коэффициент накопления (КН), который определялся как соотношение концентрации радионуклида в отдельных составных частях на единицу сырого веса и в воде.

В опытах по изучению действия состава водной среды на биоэлектрические потенциалы клеток харовых водорослей использовали одну-две интернодальные клетки *N. syncarpa* длиной 2—3 см. Клетки выдерживали в воде соответствующего водоема в условиях средней освещенности. Биоэлектрические потенциалы измеряли с помощью стандартной микроэлектродной техники. Сигнал с микроэлектрода, введенного в клетку, подавался на вход электрометра и далее на самопищущий потенциометр (Мотеюнене и др., 1975).

Накопление радионуклидов в клеточной оболочке. Изучение накопления в летнее время радионуклидов отдельными компартментами клеток харовых водорослей показало, что в наибольшей степени они накапливаются в клеточной оболочке. КН цезия-137, стронция-90 и церия-144 в ней соответственно в 6, 20 и 47 раз больше, чем в протоплазме (табл. 1). Высокие уровни накопления этих радионуклидов в клеточной оболочке, по-видимому, можно объяснить ее характерными катионообменными свойствами и способностью адсорбировать преимущественно трех- и двухвалентные катионы: $K^+ < Ca^{2+} < La^{3+}$. Регистрируемый микроэлектродами отрицательный потенциал клеточной оболочки (около — 50—70 мВ) также свидетельствует о присутствии в этой фазе клетки фиксированных отрицательных зарядов, количество которых определяет ее катионообменную емкость и потенциал. Поведение клеточной оболочки как катионообменника регулирует ионные потоки первого диффузионного барьера клетки — ее «толстой» мембраны (комплекса клеточной стенки и плазмалеммы).

Самые высокие уровни накопления в клеточной оболочке отмечены нами для трехвалентного церия-144 (табл. 1), КН которого приблизительно на порядок выше КН стронция-90. Это, очевидно, связано с адсорбционным путем поступления церия-144. В клеточнойо болочке *Nitellopsis obtusa* и *N. syncarpa* КН стронция-90 превышает КН цезия-137 в 2 раза, а в оболочке *Ch. tomentosa* — в 7 раз, что можно объяснить предпочтительным поглощением кальция (аналога стронция) по сравнению с калием (аналогом цезия). Об избирательном поглощении ионов Ca^{2+} свидетельствует также уменьшение зависимости потенциала оболочки (Radenovič et al., 1974) и мембранного потенциала от K^+ в присутствии Ca^{2+} (табл. 2).

В наших исследованиях отмечены некоторые видовые различия харовых водорослей по уровням накопления цезия-137, стронция-90 и церия-144 в их клеточных оболочках. Самые высокие уровни накопления были в клеточной оболочке *Nitellopsis obtusa*, в которой КН цезия-137 и церия-144 в 2.5 и 3.5 раза соответственно превышали КН этих радионуклидов в оболочках *N. syncarpa* и *Ch. tomentosa*. КН стронция-90 в оболочках *Nitellopsis obtusa* и *Ch. tomentosa* в основном не отличались, но были в 2 раза больше, чем у *N. syncarpa* и *Ch. fragilis*. Можно предполагать, что клетки *Nitellopsis obtusa* в связи с их бóльшими размерами имеют более развитое катионообменное пространство в оболочке, благодаря чему облегчаются поступление и адсорбция ионов в первом компартменте.

Накопление радионуклидов в протоплазме. В протоплазму *Nitellopsis obtusa*, *Nitella syncarpa* и *Ch. tomentosa* из клеточной оболочки поступает цезия-137 11, 17, 20%, стронция-90 — 3, 6 и 10%, а церия-144 — лишь 0.4, 2 и 3.7% соответственно. Это свидетельствует о различной проницаемости плазмалеммы по отношению к изученным нами элементам. Бóльшее поступление цезия-137 из клеточной оболочки в протоплазму можно связать с избирательной проницаемостью для K^+ плазмалеммы и способностью протоплазмы концентрировать

ТАБЛИЦА 1

Коэффициенты накопления радионуклидов в отдельных компартментах клеток харовых водорослей и их зависимость от времени года

Вид	Клеточные компартменты	Цезий-137		Стронций-90		Церий-144	
		лето	зима	лето	зима	лето	зима
Nitella syncarpa	Клеточная оболочка	55±6.4	11±4	141±35	13±7	1970±120	2260±5
	Протоплазма	9.6±3.0	5.7±1.3	8.4±1.3	2.3±	33±6.6	278±3
	Вакуолярный сок	3.3±1.2	1.4±0.4	1.9±0.7	0.6±0.2	3.3±	42±1
Nitellopsis obtusa	Клеточная оболочка	124±27	—	256±55	—	4990±813	—
	Протоплазма	14±4.1	—	7.4±1.9	—	21±1.7	—
	Вакуолярный сок	2.3±0.3	—	0.9±0.3	—	2.5±1.0	—
Chara fragilis	Клеточная оболочка	34±1.9	—	131±56		—	
	Протоплазма	11±2.6	—	11±2.5		—	
	Вакуолярный сок	3.7±1.9	—	2.9±0.6		—	
Ch. tomentosa	Клеточная оболочка	31±7	—	239±34	—	1580±112	—
	Протоплазма	6.3±0.3	—	24±7.7	—	58±26	
	Вакуолярный сок	2.2±0.3	—	5.2±1.7	—	9.6±3.7	—

ТАБЛИЦА 2

Зависимость мембранного потенциала клеток *Nitella syncarpa* от химического состава водной среды

Концентрация в водной среде, в мМ				Мембранный потенциал	
KCl	CsCl	$CaCl_2$	$SrCl_2$	при увеличении концентрации	при уменьшении концентрации
0.1	—	—	—	—149±4	—143±4
1.0	—	—	—	—98±4	—97±4
10.0	—	—	—	—57±3	—53±5
100.0	—	—	—	+8±2	
—	0.1	—	—	—135±7	—143±9
—	1.0	—	—	—145±5	—131±6
—	10.0	—	—	—111±8	—90±7
—	100.0	—	—	—13±3	
0.1	—	1.0	—	—131±4	—121±6
1.0	—	1.0	—	—111±7	—94±6
10.0	—	1.0	—	—59±6	—50±4
100.0	—	1.0	—	+6±4	
0.1	—	—	1.0	—123±5	—123±5
1.0	—	—	1.0	—102±3	—105±5
10.0	—	—	1.0	—60±7	—58±9
100.0	—	—	1.0	—10±5	
—	0.1	1.0	—	—125±5	—123±5
—	1.0	1.0	—	—108±5	—109±5
—	10.0	1.0	—	—97±4	—85±5
—	100.0	1.0	—	—65±6	

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты накопления цезия-137 и стронция-90 в клетках харовых водорослей в зависимости от концентрации K^+ и Ca^{2+} в водной среде

Вид	Клеточные компартменты	Концентрация K^+			Концентрация Ca^{2+}		
		естественная (1.5 мг/л)	увеличенная в 10 раз (15 мг/л)	увеличенная в 50 раз (75 мг/л)	естественная (60 мг/л)	увеличенная в 10 раз (600 мг/л)	увеличенная в 50 раз (3000 мг/л)
		Цезий-137			Стронций-90		
Nitella syncarpa	Клеточная оболочка	5.3±2.3	6.3±2.0	3.1±1.2	88	9.0	3.1
	Протоплазма	8.4±0.3	4.0±1.5	2.4±0.2	16	1.1	0.6
	Вакуолярный сок	1.8±0.5	1.2±0.3	0.8±0.1	2.4	0.3	0.2
Chara fragilis	Клеточная оболочка	—	—	—	56	25	3.4
	Протоплазма	—	—	—	12	3.3	0.9
	Вакуолярный сок	—	—	—	1.7	0.3	0.2

K^+, в которой этого элемента в 1000 раз больше, чем в озерной воде (Хитров, Воробьев, 1971). Сравнительно слабое проникновение стронция-90 в протоплазму, по-видимому, можно связать с медленной и очень низкой аккумуляцией растворимого Ca^{2+} в протоплазме водорослей и высших растений (Higinbotham, 1973).

Поскольку процент радионуклидов, поступивших из клеточной оболочки в протоплазму, был самый низкий у *Nitellopsis obtusa*, можно предполагать, что плазмалемма клеток этой водоросли менее проницаема, чем у *Nitella* и *Chara*. О низкой проницаемости плазмалеммы *Nitellopsis obtusa* свидетельствует и нечувствительность их мембранных потенциалов к изменениям концентрации хлоридов K^+ и Na^+ в озерной воде в диапазоне 10^{-4}—10^{-2} М, в то время как клетки *N. syncarpa* и *Ch. fragilis* в этих условиях имеют типичные K^+-зависимости мембранного потенциала и K^+-избирательную проницаемость (Мотеюнене и др., 1975).

Накопление радионуклидов в вакуоли. В вакуоль клеток *N. syncarpa* и *Ch. tomentosa* через тонопласт переносится в среднем цезия-137 — 35%, стронция-90 — 20% и церия-144 — 14% от количества, аккумулированного в протоплазме. У клеток *Nitellopsis obtusa* в вакуоль переносится цезия-137 — лишь 16%, а стронция-90 и церия-144 — 12%. Таким образом, внутренняя цитоплазматическая мембрана оказалась более проницаемой для изученных радионуклидов, чем плазмалемма. Известно (Spanswick, 1970; Хитров, 1973; Федулов, 1974), что у клеток пресноводных водорослей основной градиент потенциала создается на плазмалемме и что ее сопротивление составляет 80—85% общего сопротивления (плазмалемма+тонопласт). Наши результаты показали, что у клеток *Nitellopsis obtusa* через тонопласт переносится почти в 2 раза меньше цезия-137 и стронция-90, чем у *Nitella* и *Chara*, т. е. тонопласт клеток этой водоросли в 2 раза менее проницаем, чем у других видов *Charophyta*. Мак Робби (Mac Robbie, 1962) отметила, что у *Nitellopsis obtusa* в солоноватой воде Балтийского моря основным барьером проницаемости является тонопласт.

Таким образом, анализ уровней накопления радионуклидов в компартментах клеток харовых показывает, что первым и основным этапом накопления церия-144 является его адсорбция в клеточной оболочке. В то же время при накоплении цезия-137 и стронция-90, кроме аккумуляции в клеточной оболочке, происходит их транспорт через внешнюю и внутреннюю цитоплазматические мембраны, где важную регулирующую функцию выполняют мембранные потенциалы, определяемые в основном градиентом ионов K^+ и электрогенным активным транспортом (Мотеюнене и др., 1975).

Изученные виды харовых водорослей по накопительной способности цезия-137, стронция-90 и церия-144 в клеточной оболочке и по избирательности плазмалеммы и тонопласта при проникновении этих радионуклидов в протоплазму и вакуоль клетки могут быть расположены в следующий ряд: *Nitellopsis obtusa* > *N. syncarpa* > *Ch. tomentosa*.

Регулирование проницаемости мембранных систем растительной клетки. Результаты исследования регуляторной роли ионов K^+ показали, что увеличение концентрации калия в водной среде неодинаково влияет на накопление цезия-137 в отдельных компартментах клеток *N. syncarpa* (табл. 3). При 10-кратном увеличении концентрации калия КН цезия-137 уменьшается (в 2 раза) только в протоплазме, т. е. уменьшается поступление цезия-137 через плазмалемму. При увеличении концентрации калия в водной среде в 50 раз КН радионуклида уменьшается в протоплазме приблизительно в 4 раза, а в клеточной оболочке и в вакуолярном соке — в 2 раза. Снижение уровней накопления цезия-137 в клеточной оболочке *N. syncarpa* при повышении концентрации калия в среде происходит, по-видимому, вследствие уменьшения адсорбционных центров, доступных для этого радионуклида. Найденный нами коэффициент относительной проницаемости $P_{Cs}/P_K = 0.12$ показывает, что плазмалемма клеток *N. syncarpa* значительно более проницаема для ионов K^+, чем для ионов Cs^+. Только в области высоких концентраций K^+ и Cs^+ (в 100—1000 раз больше, чем в питательном растворе) избирательность плазмалеммы уменьшается (Воробьев и др., 1972; Мотеюнене и др., 1973).

Таким образом, на основании сопоставления биофизических параметров ионного транспорта можно предполагать, что высокая проницаемость плазмалеммы для ионов калия и уменьшение градиента электрического поля при увеличении его концентрации в среде способствуют снижению поступления цезия-137 внутрь клетки и что в клетках харовых водорослей конкуренция ионов калия и цезия в естественных условиях (где уровень калия незначительный) начинается не на клеточной оболочке, а при диффузии калия и цезия-137 через плазмалемму.

При 10-кратном увеличении концентрации кальция в водной среде КН стронция-90 в протоплазме снижается несколько больше, чем в клеточной оболочке (табл. 3). В клетках *N. syncarpa* КН стронция-90 в клеточной оболочке снижается в 10 раз, а в протоплазме — в 15 раз, в клетках *Ch. fragilis* — в клеточной оболочке — в 2 раза, а в протоплазме — в 4 раза. В вакуолярном соке клеток этих водорослей КН снижается в 6 раз. По-видимому, в условиях этих опытов при накоплении стронция-90 клетками водорослей кальций не только конкурирует с этим радионуклидом, но, уменьшая проводимость плазмалеммы по отношению к нему, ограничивает его проникновение внутрь клетки. Изучение влияния Ca^{2+} и Sr^{2+} на мембранный потенциал *N. syncarpa* показало, что эти ионы, уменьшая проводимость клеточных мембран, примерно одинаково снижают зависимость биоэлектрических потенциалов от концентрации K^+ (табл. 2).

Увеличение концентрации кальция в водной среде в 50 раз одинаково влияло на накопление стронция-90 в клеточной оболочке и протоплазме. В данном случае КН стронция-90 в клеточной оболочке и протоплазме *N. syncarpa* и *Ch. fragilis* снижается в среднем в 27 и 15 раз соответственно. С повышением концентрации кальция в водной среде уменьшается количество катионообменных центров в клеточной оболочке и тем самым снижается поглощение в ней стронция-90. Меньшее влияние кальция на накопление стронция-90 в оболочке и протоплазме клеток *Ch. fragilis* может быть связано с меньшим количеством обменного кальция в них, так как у этой водоросли кальций в основном находится в связанной форме в карбонатных соединениях. Аналогичные результаты получены нами при исследовании зависимости мембранных потенциалов клеток *Nitella* и

Chara от концентрации кальция в водной среде: у клеток *Nitella* 10-кратное увеличение концентрации кальция вызывает уменьшение потенциала на 20 мВ, в то время как у клеток *Chara* мембранный потенциал не изменяется.

Следует отметить, что в компартментах клеток *N. syncarpa* наибольшее изменение КН стронция-90 происходит при увеличении концентрации Ca^{2+} в 10 раз, а дальнейшее увеличение концентрации этого иона оказывает на накопление стронция-90 меньшее влияние. В клетках *Ch. fragilis* влияние Ca^{2+} на КН стронция-90 возрастает с увеличением его концентрации в водной среде. Это, по-видимому, зависит от более прочного связывания двухвалентных катионов в оболочке клеток *Chara*.

Зависимость накопления радионуклидов от уровня клеточного метаболизма. На протяжении вегетационного периода происходит уменьшение интенсивности накопления цезия-137 и стронция-90 в клеточных компартментах *N. syncarpa*. Зимой в клеточной оболочке *N. syncarpa* величины КН цезия-137 и стронция-90 соответственно в 5 и 10 раз меньше, чем летом (табл. 1). Это, по-видимому, связано с изменением химического состава оболочки с возрастом и с уменьшением количества обменного кальция в «толстой мембране» из-за перехода его в связанную форму карбонатных соединений (Nevins et al., 1968; Данилова, 1974).

В протоплазму *N. syncarpa* зимой поступало больше радионуклидов (цезия — 52, стронция — 17, церия — 12% от их количества в оболочке), чем летом (цезия — 17, стронция — 6, церия — 2%). Это, вероятно, связано с увеличением проницаемости плазмалеммы и уменьшением ее избирательности.

Однако величины КН цезия-137 в протоплазме клеток *N. syncarpa*, полученные летом на 16-е сутки, зимой достигаются лишь на 30-е сутки, а в вакуолярном соке остаются в 2 раза меньше, чем летом. КН стронция-90 в протоплазме и вакуоли этих клеток зимой в 3 раза меньше, чем летом. Возможно, что уменьшение КН радионуклидов в протоплазме и вакуоли происходит вследствие снижения интенсивности обмена веществ и биосинтетических процессов клетки. Кроме того, зимой уменьшаются величины мембранных потенциалов, а вместе с тем и силы, удерживающие ионы в клетке.

Уровни накопления церия-144 в клеточной оболочке *N. syncarpa* зимой и летом различаются мало, в то время как в протоплазме и вакуолярном соке зимой КН этого радионуклида в 8 и 12 раз (соответственно) больше, чем летом, по-видимому, из-за увеличения проницаемости клеточных мембран и осаждения церия-144 на внутриклеточных коллоидах.

Сравнение накопления радионуклидов в отдельных компартментах клеток и биоэлектрических параметров проницаемости цитоплазматических мембран харовых водорослей свидетельствует, таким образом, о том, что поступление и уровни накопления цезия-137, стронция-90 и церия-144 гидробионтами существенно зависят от избирательной проницаемости клеточной оболочки и плазмалеммы, которая регулируется как соотношением химических аналогов радионуклидов в среде, так и уровнем клеточного метаболизма.

Среди изученных нами харовых водорослей в качестве индикаторных объектов можно выделить: на накопление цезия-137 — *Nitellopsis obtusa*, стронция-90 и церия-144 — *Nitella syncarpa* и *Nitellopsis obtusa*.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Л. Н., Д. П. Гоштаутайте, А. А. Литвинов, П. В. Мельников, Э. Б. Мотеюнене, Ю. П. Федулов, Ю. А. Хитров. (1972). Регулирование проницаемости мембранной системы клеток харовых водорослей. В кн.: Биофизика мембран, II. Каунас. — Данилова М. Ф. (1974). Структурные основы поглощения веществ корнем. — Марчюлёнене Д. П., Р. Ф. Душаускене-Дуж, Н. А. Чибирайте. (1973). Накопление некоторых радионуклидов харовыми водорослями. В кн.: Харовые водоросли и их использование в исследованиях биологических процессов клетки. Вильнюс. — Мотеюнене Э. Б., Л. Н. Воробьев, Р. Ю. Жилюкас, Н. П. Магомедова. (1973). Изменение потенциала покоя клеток *N. syncarpa* от Cs^+ на фоне ионов Ca^{2+}. В кн.: Харовые водоросли и их использование в исследованиях биологических процессов клетки. Вильнюс. — Мотеюнене Э. Б., И. Ю. Трайнаускайте, Л. Н. Воробьев. (1975). Электрофизиологические свойства некоторых видов *Charophyta*. Бот. ж., 60, 7. — Нобел П. (1973). Физиология растительной клетки. — Федулов Ю. П. (1974). Исследование влияния ионного состава среды, температуры и ингибиторов клеточного метаболизма на электрохимические свойства клеток харовых водорослей. Автореф. канд. дис. М. — Хитров Ю. А. (1973). Исследование влияния ионного состава среды на электрохимические свойства клеток харовых водорослей. Автореф. канд. дис. М. — Хитров Ю. П., Л. Н. Воробьев. (1971). Определение активности ионов K^+ в протоплазме и вакуоли клеток *Nitella* K^+-чувствительным микроэлектродом нового типа. Физиол. раст., 18, 6. — Dainty J. (1962). Ion transport and electrical potentials in plant cell. Ann. Rev. Plant Physiol., 13. — Hampson M. A. (1966). Uptake of radioactivity by aquatic plants and location in the cells. J. Exp. Bot., 18, 34. — Higinbotham N. (1973). Electropotentials of plant cells. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — Kamiya N., K. Kuroda. (1957). Cell operation in *Nitella*. I. Cell amputation and effussion of the endoplasm. Proc. Japan Acad., 33. — Mac Robbie E. A. C. (1962). Ionic relation of *Nitella translucens*. J. Gen. Phyisol., 45. — Nevins D. J., P. D. English, P. Albersheim. (1968). Changes in cell wall polysacharides associated with growth. Plant Physiol., 43, 3. — Osterhout W. J. V. (1957). Ion transport and membranes biophysical outline. — Radenovič C., L. N. Vorobiev, M. Penčic, Yu. A. Khitrov, Z. Vučinic. (1974). Bioelectric properties of the *Nitella* cell wall. Studia Biophysica, 44. — Spanswick R. M. (1970). Electrophysiological techniques and the magnitudes of the membrane potentials and resistance of *Nitella translucens*. J. Exp. Bot., 21, 68.

Институт ботаники АН Литовской ССР,
Вильнюс
Московский государственный
университет.

Получено 26 IV 1976.

УДК 581.9 : 582.475.2

Е. В. Дмитриева

КЕДРОВЫЙ СТЛАНИК НА ЮЖНОМ ПРЕДЕЛЕ СВОЕГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ (ТАКСАЦИОННО-ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА)

E. V. DMITRIEVA. *PINUS PUMILA* AT THE SOUTHERN BOUNDARY OF ITS SPREADING (TAXATIONAL-TYPOLOGICAL CHARACTERIZATION)

Приводится таксационно-типологическая характеристика зарослей кедрового стланика южного макросклона хребта Большой Хамар-Дабан. Выделено 4 типа зарослей: вейниковый, зеленомошный в редине кедра, кустарничковый и лишайниковый. Запасы древесины определены по методу Н. В. Третьякова.

Кедровый стланик *Pinus pumila* (Pall.) Regel покрывает огромные площади подгольцового пояса горных систем Восточной Сибири и Дальнего Востока. На севере своего распространения он встречается на каменистых плато на небольшой высоте, при движении к югу оттесняется все выше и и выше в горы. На южном пределе своего распространения[1] в Джидинском лесхозе Бурятской АССР стланик отмечается в наиболее суровых природных условиях района на гольцах и в подгольцовом поясе хребта Большой Хамар-Дабан на высоте 1400—2000 м.

Вопросы биологии, распространения и использования кедрового стланика в районах Востока и Северо-Востока Советского Союза рассмотрены в работах Б. А. Тихомирова (1949), В. Б. Сочавы и А. Н. Лукичевой (1953), В. А. Краевского (1958), Г. Э. Гроссет (1959), О. Б. Михалевской (1960), Г. Ф. Старикова (1961), Б. А. Тихомирова и С. А. Пивник

---

[1] Спорадически кедровый стланик может встречаться южнее, на горных хребтах Монголии.

(1961), А. И. Уткина (1961), И. И. Котлярова (1973), И. В. Игнатенко и А. А. Пугачева (1975) и многих других. Изучению кедрового стланика в Северном Прибайкалье посвящены исследования В. Н. Моложникова (1975) и Л. Н. Тюлиной (1976). В пределах же рассматриваемого нами района работ, касающихся изучения кедрового стланика, по существу нет, за исключением небольшой статьи И. Плотникова (1957), в которой автор уделяет внимание некоторым вопросам его биологии.

В Джидинском лесхозе стланик занимает около 2.5 тыс. га, что составляет 2% от всей покрытой лесом площади.

Резкие ветры (в районе исследования с преобладанием северо-западного направления) в сочетании с низкими зимними температурами — основные природные факторы, вызвавшие формирование этой своеобразной жизненной формы. Кедровый стланик относится к жизненной форме стлаников — стелющихся деревьев, древовидных кустарников. Наиболее типичный характер роста — это длинный стелющийся по земле ствол, от которого отходят вверх, изгибаясь при основании и затем принимая вертикальное направление, многочисленные ветви, являющиеся по-существу отдельными стволиками. В местах соприкосновения основного ствола с поверхностью почвы образуются придаточные корни. Постепенно отдельные части ствола перегнивают, и формируются новые самостоятельные «кусты» стланика. При понижении температуры воздуха и навале снега кусты стланика полегают, понижаясь приблизительно на $^1/_3$ высоты.

В зависимости от экологических условий основной ствол стланика имеет длину от 1—2 до 10—12 м, диаметр ствола колеблется от 5—6 до 15—20, диаметр стволиков — 2—5 см.

Стланик образует насаждения типа зарослей. Все его стволы простираются по склону в сторону, противоположную направлению основных господствующих ветров. Так, по восточным и западным склонам стланик стелется вдоль них, направляя вершины кустов к югу, по северным склонам вершины кустов направлены поперек склонов вверх к югу, как бы стремясь уйти от северных ветров.

Основными характеристиками зарослей являются их густота, определяемая сомкнутостью крон стланика, длина и высота стволов. Эти данные принимаются за основу при определении запасов зарослей.

При лесоустройстве Джидинского лесхоза производилось обследование кедрового стланика в целях изучения природной характеристики и выявления запасов зарослей.

Исследование кедрового стланика производилось на юго-восточном склоне хребта Большой Хамар-Дабан в верховьях левых притоков р. Темника — р. Хан-Ха-Цан и безымянных падей (рис. 1).

Для выявления запасов зарослей кедрового стланика было заложено 10 пробных площадей в четырех наиболее распространенных типах зарослей. Пробные площади закладывались по методике, предложенной Н. В. Третьяковым в 1955 г.

В наиболее однородных участках зарослей отбивали площадь размером 10 × 10 м. На этой площади все стволики срубались и подсчитывались. Основанием стволиков считалось место соприкосновения их с землей и отхода придаточных корней. У 10 стволиков подсчитывался возраст, у 40 — измерялась длина и диаметр на $^1/_3$ длины, считая от основания. Ветви тоньше 1.5—2.0 см у каждого стволика срубали. Для определения веса ликвидной древесины брали ствол и ветви толще 1.5—2.0 см. Затем срубались все ветви и определялся вес стволовой древесины.

При обработке материалов вычисляли средний возраст зарослей, средние длина стволов и диаметр. Объем каждого стволика вычисляли по формуле $V=0.75\ G\,(L/3)$, где V — объем стволика, G — площадь поперечного сечения, L — длина стволика.

Путем деления объема 40 стволиков на их вес определяли объемный вес древесины стланика. Объем ликвидной древесины определяли через объемный вес.

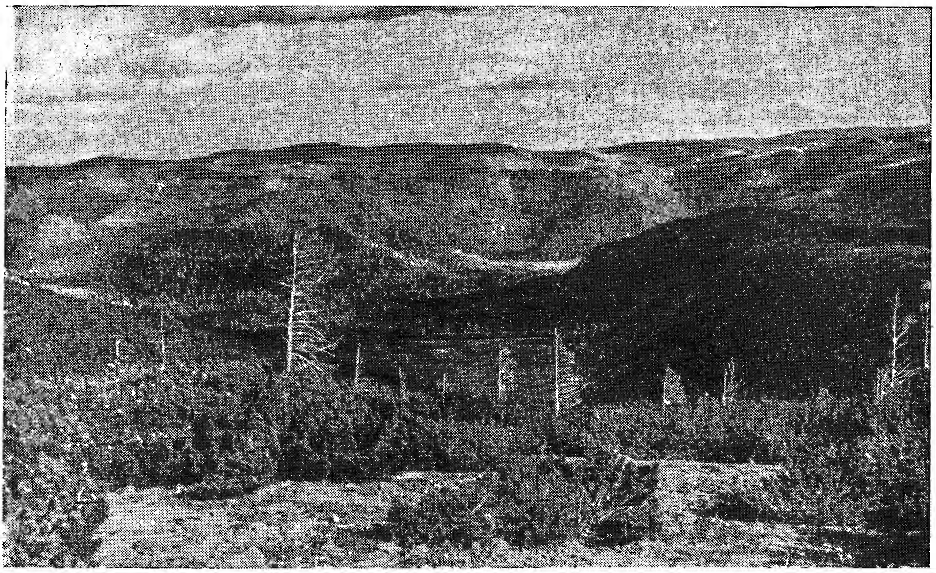


Рис. 1. Кедровый стланик на хребте Большой Хамар-Дабан.

Природные условия произрастания кедрового стланика и таксационная характеристика пробных площадей приводятся в таблице. В подгольцовом поясе Большого Хамар-Дабана выделено 4 типа зарослей кедрового стланика: 1) вейниковый, 2) зеленомошный в редине кедра, 3) кустарничковый, 4) лишайниковый.

Вейниковый тип зарослей кедрового стланика формируется по защищенным от ветра распадкам на наносной хорошо развитой почве. Этот тип зарослей встречается сравнительно редко, небольшими пятнами, перемежаясь с небольшими участками кустарников и разреженных древостоев кедра с подлеском из кедрового стланика. Стланик здесь характеризуется древовидной формой, его средняя высота около 4 м, длина ствола равна высоте. Средний диаметр ствола на $^1/_3$ длины равен 8.0 см. Густота зарослей близка к единице. Запас ликвидной древесины более 150 м^3 на 1 га, стволовой — на несколько кубометров меньше. На почве развит густой покров вейника *Calamagrostis arundinacea* Roth.

Зеленомошный тип зарослей кедрового стланика в редине кедра (рис. 2). Заросли развиваются на склонах средней крутизны световых экспозиций на маломощной щебнистой почве. По существу они замещают собою в высотном распределении кедровники с подлеском из кедрового стланика. По сравнению с последними заросли характеризуются крайне разреженным стоянием кедра (полнота 0.2—0.3) и за счет этого — лучшим развитием кедрового стланика. Здесь стланик имеет кустовидную форму. От слабо развитого лежащего на земле основного ствола почти из одного места вверх отходят многочисленные ветви (стволики) высотою до 2.5 м. Длина здесь равна высоте. Стланик растет группами отдельных кустов по 0.1 га, покрывающих до 50—60% площади. Сомкнутость крон в пределах групп близка к единице. Плотность стояния стволиков в пределах кустов невелика и общий запас древесины при густоте 1.0 не превышает 85 м^3 на 1 га.

Кустарничковый тип зарослей кедрового стланика (рис. 3) является наиболее распространенным в подгольцовом поясе Большого Хамар-Дабана. Этот тип зарослей занимает наветренные крутые склоны южной и близких экспозиций. Заросли формируются на неразвитой скелетной, реже — маломощной щебнистой почве. В покрове преобладает брусника *Vaccinium vitis-idaea* L., золотистый родо-

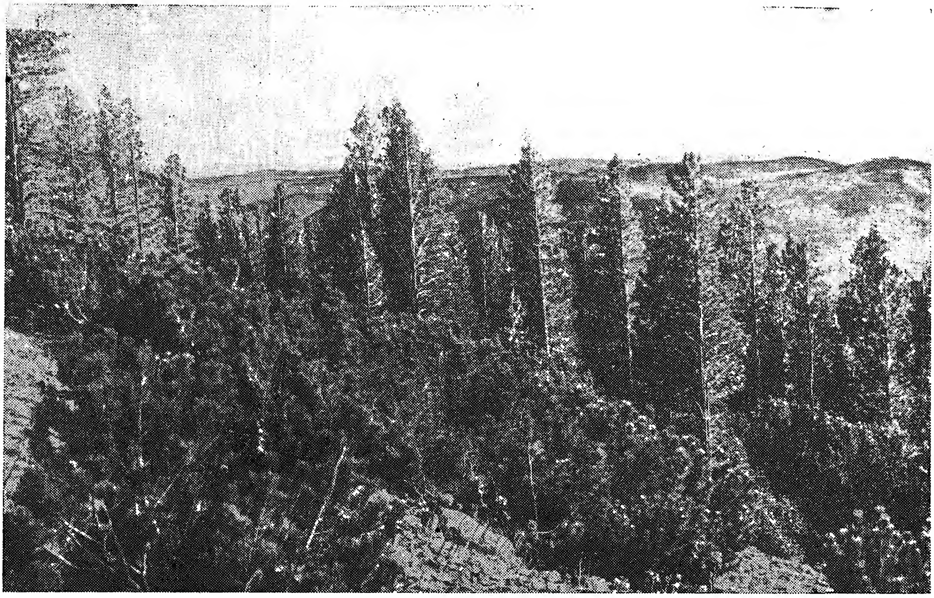


Рис. 2. Зеленомошный тип зарослей кедрового стланика в редине кедра.

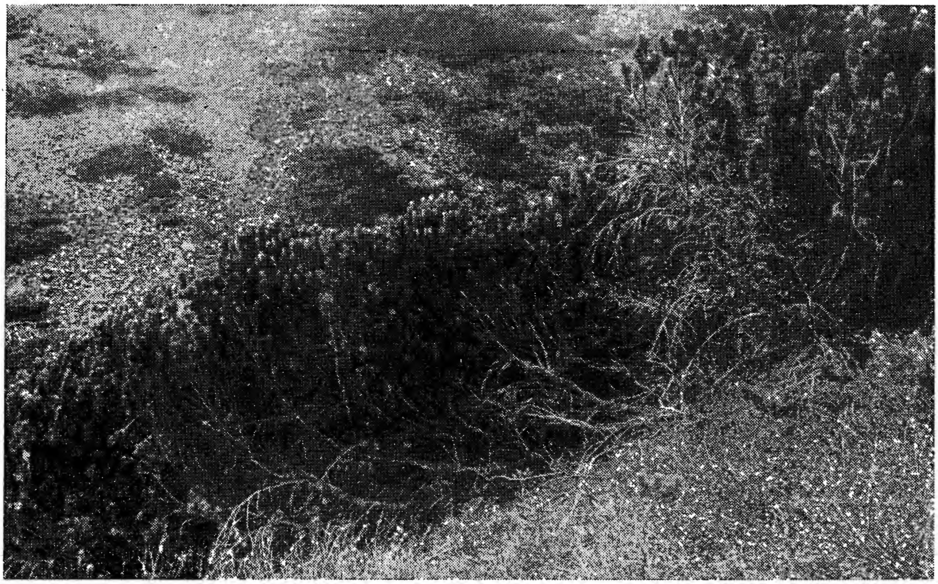


Рис. 3. Кустарничковый тип зарослей кедрового стланика (на противоположном северном склоне — лишайниковый тип).

дендрон *Rhododendron aureum* Georgi, багульник *Ledum palustre* L., реже — бадан *Bergenia crassifolia* (L). Frish, овсяница ленская *Festuca lenensis* Drob. Почву покрывают зеленые мхи. В отдельных насаждениях встречается ольховник *Alnaster fruticosa* Rupr., по наиболее сухим склонам — изредка шиповник *Rosa acicularis* Lindl., можжевельник *Juniperus pseudosabina* Fish. et Mey.

Кустарничковый тип зарослей произрастает крупными плотными массивами по 5—10 га, покрывая сплошь склоны световых экспозиций. Средняя высота зарослей 1.5 м. В пределах массивов зарослей этого

Типы зарослей кедрового стланика, шифр	№ пробной площади	Положение в рельефе		Почва	Кустарники
Вейниковый (К. стл. в.)	1	Подгольцовый пояс (у верхней границы леса)	Защищенные от ветра распадки	Наносная хорошо развитая	Отсутствуют
Зеленомошный в редине кедра (К. стл. кедр.)	2		Склоны средней крутизны световых экспозиций	Маломощная, на щебне	То же
Кустарничковый (К. стл. куст.)	3	Подгольцовый пояс, наветренные крутые склоны южной и близких экспозиций	Склон ЮЗ ∠ 22°	Неразвитая, реже маломощная	Ольховник редко
	4		Склон ЮЗ ∠ 24°		Отсутствуют
	5		Склон ЮЗ ∠ 25°	Скелетная, на щебне	То же
	6		Склон ЮЮВ ∠ 23°		»
	7		Склон ЮЮЗ ∠ 19°		Шиповник, можжевельник редко
	8		Склон В ∠ 30°		Отсутствуют
Лишайниковый (К. стл. лиш.)	9 10	Подгольцовый пояс, подветренные очень крутые склоны северной и близких экспозиций, вершины хребтов		Каменистая, россыпи	То же

типа в зависимости от малейшего изменения экспозиции склона и его крутизны, положения склона в узком или широком распадке, защищенности распадка от ветров формируются заросли различной высоты и производительности. По существу этот тип зарослей сборный и при необходимости более детального исследования должен быть разбит на ряд более мелких подразделений. Кустарничково-моховой покров в этом типе зарослей не является достаточно ярким индикатором производительности зарослей. Производительность определяется той или иной силой воздействия ветров. Однако стланик здесь образует настолько плотные насаждения, что при небольшой его высоте (1.2—1.5 м) внутрь зарослей ветер совершенно не проникает. Это создает сглаженные, сходные в различных насаждениях условия для развития травяно-мохового покрова.

В этом типе зарослей средняя высота стволов кедрового стланика 1.5 м с колебаниями по отдельным насаждениям от 1.2 до 2.0 м; средняя длина стволов 2.7 м (1.6—4.6); средний диаметр 4.5 см (3.0—5.5); средний запас ликвидной древесины 120 м³ (50—204), стволовой — 100 м³ (46—173). В связи с такой резкой разницей в таксационной характеристике и запасах насаждений при пользовании таблицей для оценки запасов необходим тщательный анализ сходства всех природных условий. Составление таблиц зависимости запасов стланика от длины стволов и возраста в пределах кустарничкового типа нецелесообразно, так как кустарничковый тип является сборным, а по характеристике составляющих его разностей собран крайне ограниченный материал. Тем более ционная характеристика пробных площадей

Травяной покров	Моховой покров	Средний возраст, лет	Средняя высота, м	Средняя длина ствола, м	Средний диаметр ствола на $^1/_3$ длины, см	Запас ликвидной древесины, м^3 на 1 га при густоте 1.0	Запас стволовой древесины, м^3 на 1 га при густоте 1.0
Густой — вейник, разнотравье	Отсутствует	90	3.8	3.9	8.0	155	152
Густой — брусника, водяника, линнея	Средней густоты — зеленые мхи	60	2.5	2.5	6.3	84.2	69.1
Средней густоты — брусника, бадан	Разреженный — зеленые мхи, очень редко лишайники	100	1.9	3.2	5.0	178	173
Средней густоты — брусника	Незначителен — зеленые мхи	100	2.0	4.6	5.5	204	152
Средней густоты — брусника, золотистый рододендрон, голубика, багульник	Средней густоты — зеленые мхи	55	1.3	1.9	3.5	81.6	72
Средней густоты — брусника, овсяница ленская	Незначителен — лишайники	55	1.4	3.2	5.5	130	90
Густой — брусника, изредка разнотравье	Незначителен — зеленые мхи, лишайники	65	1.2	1.6	3.5	75	66.8
Средней густоты — брусника, золотистый рододендрон, голубика, багульник	Средней густоты — зеленые мхи	60	1.3	1.6	3.0	50	46
Редко — брусника, багульник	Лишайники, в незначительном количестве зеленые мхи	170	0.6	1.8	3.5	46.3	33
		65	0.5	1.4	2.5	27.8	24.7

нецелесообразно приводить таблицу зависимости запасов от длины ствола [по материалам всех проб] без разграничения по типам зарослей — при длине ствола 1.5 м в лишайниковом типе запас стволовой древесины составляет 33.0 м^3, тогда как почти при такой же длине ствола (1.9 м) в кустарничковом кедровнике он равен 72.0 м^3.

В кустарничковом типе зарослей наиболее производительными (204 м^3 ликвидной древесины на 1 га) являются заросли, развивающиеся по краевым участкам массивов стланика с наветренной стороны. Здесь стланик оказывается наиболее защищенным от действия ветров и дает наибольшую плотность стояния стволов-ветвей. Хорошо развитые большого диаметра стволы на 70—80% заполняют собою пространство, почти вплотную примыкая друг к другу.

Наименее производительны (50 м^3 ликвидной древесины) в этом типе заросли на очень крутом щебнистом склоне по краевым подветренным участкам массивов стланика.

Лишайниковый тип зарослей кедрового стланика распространен на каменистых россыпях подветренных очень крутых склонов северной и близких экспозиций, на вершинах хребтов. В покрове преобладают лишайники, изредка в незначительном количестве — зеленые мхи, брусника, багульник. Заросли произрастают сравнительно небольшими (2.0—5.0 м^2) неплотными пятнами, перемежающимися с не покрытыми растительностью участками каменистых россыпей. Высота зарослей 0.5—0.6, длина стволов 1.4—1.8 м, диаметр 2.5—3.5 см, густота (сомкнутость крон) зарослей близка к 1.0, но плотность стояния стволиков невелика и запасы по сравнению с другими типами зарослей незначительны — 30—40 м³ ликвидной древесины и 20—30 м³ стволовой.

ЛИТЕРАТУРА

Гроссет Г. Э. (1959). Кедровый стланик. — Игнатенко И. В., А. А. Пугачев. (1975). Охрана кедрово-стланиковых ландшафтов северного Охотоморья. В кн.: Проблемы охраны природной среды Северо-Востока СССР. Магаданское отделение Всероссийского общества охраны природы. Магадан. — Котляров И. И. (1973). Заросли кедрового стланика на Охотском побережье. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Матер. V Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан. — Краевский В. А. (1958). К вопросу об аэротаксации зарослей кедрового стланика. В кн.: Сборник статей по устройству и обследованию лесов. (Материалы по обмену опытом). Л. — Михалевская О. Б. (1960). О биологии кедрового стланика на Камчатке. Научные доклады высшей школы. Биол. науки, 3. — Моложников В. Н. (1975). Кедровый стланик горных ландшафтов северного Прибайкалья. — Плотников И. (1957). Особенности роста и развития кедрового стланца по хребту Хамар-Дабан. Лесное хозяйство, 9. — Сочава В. Б., А. Н. Лукичева. (1953). К географии кедрового стланика. ДАН СССР, 90, 6. — Стариков Г. Ф. (1961). Кедровый стланик на крайнем Северо-Востоке. Лесное хозяйство, 2. — Тихомиров Б. А. (1949). Кедровый стланик, его биология и использование. — Тихомиров Б. А., С. А. Пивник. (1961). Кедровый стланик, биология и использование. — Тюлина Л. Н. (1976). Влажный прибайкальский тип поясности растительности. — Уткин А. И. (1961). Кедровый стланик на северо-западной окраине ареала и история его распространения. Тр. Инст. леса и древесины, 50. Вопросы лесоведения и лесоводства.

Всесоюзный НИИ лесоводства
и механизации лесного хозяйства
(ВНИИЛМ),
Пушкино, Московской обл.

Получено 22 XII 1977.

УДК 581.9 (571.1/.5)

Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова

СВОДКА «ФЛОРА ЦЕНТРАЛЬНОЙ СИБИРИ» [1] И РАБОТА НАД НЕЙ

L. I. MALYSHEV, G. A. PESHKOVA. THE MANUAL «FLORA OF CENTRAL SIBERIA» AND THE WORK UPON IT

Сводка охватывает описание флоры Иркутской обл., Бурятской АССР и Читинской обл. Она составлена Лабораторией флоры и растительных ресурсов Сибирского института физиологии и биохимии растений СО АН СССР. В работе приняли участие В. В. Бусик, Н. С. Водопьянова, М. М. Иванова, Р. Е. Крогулевич, Л. И. Малышев, З. Д. Малышева, Ю. Н. Петроченко и Г. А. Пешкова. Рисунки растений выполнил Б. М. Хаптагаев, для семейства ивовых — Ю. Н. Петроченко.

В книге изложены результаты критического изучения (1970—1976 гг.) материалов Гербария имени М. Г. Попова (Иркутск), собранных в процессе полевых исследований флоры Пред- и Забайкалья начиная с 1951 г., учтены также в разной мере для отдельных таксономических групп материалы Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград) и Гербария имени П. Н. Крылова Томского государственного университета.

---

[1] Включена в дополнительный план выпуска литературы на 1978 г. по Сибирскому отделению издательства «Наука» (ответственные редакторы Л. И. Малышев и Г. А. Пешкова, объем около 90 уч.-изд. листов).

Необходимость создания «Флоры Центральной Сибири» вызвана большим размахом исследований флоры этой территории, проведенных после опубликования «Флоры Средней Сибири» М. Г. Попова (тт. 1, 2, 1957, 1959). Сводка Попова включает 2000 видов и дополнительно — ряд рас (жорданонов) без порядковых номеров. Она охватывает южную полосу Сибири: от р. Енисея на западе до р. Олекмы и места слияния рек Шилка и Аргунь на востоке. Флора этого района описана в работах Н. С. Турчанинова (1842, 1845/1856), в незавершенной серии выпусков «Флоры Забайкалья» (вып. 1—7, 1929—1975) Кяхтинского краеведческого музея и БИНа, а также в незавершенной «Флоре Забайкалья» Л. П. Сергиевской (вып. 1—4, 1966—1972).

М. Г. Попов проводил исследования в 1951—1955 гг.[2] После него Л. И. Малышев исследовал мало изученную высокогорную флору Восточного Саяна (1957—1963 гг.), где обнаружил восемь новых для науки видов: *Saxifraga brachypetala*, *Oxytropis jurtzevii*, *O. calva*, *Carex tatjanae*, *Stevenia zinaidae*, *Chrysosplenium alberti*, *Calamagrostis sajanensis*, *Rhododendron burjaticum*, а также несколько новых разновидностей и форм, 50 новых или бывших недостоверными для района либо очень редких таксонов (Малышев, 1960а, б, в, 1961, 1963, 1965а, б, 1968).

М. М. Иванова обследовала флору высокогорий хребта Хамар-Дабан (1962—1964 гг.). Она нашла 27 редких и два новых для науки вида: *Allium chamarense* M. Ivanova, *Carex chamarensis* Egor. (Иванова, 1965; Егорова, 1965).

В 1963—1966 гг. Г. А. Пешкова детально изучила степную флору Центральной Сибири. Она выявила и описала пять новых для науки видов: *Polygonum bargusinense*, *Potentilla ozjorensis*, *P. sergievskajae*, *Oxytropis popoviana*, *Hedysarum zundukii*; обнаружила три новых для флоры СССР вида — *Carex heterolepis*, *Oxytropis lasiopoda*, *Caryopteris mongholica* — и 50 видов, новых для флоры Центральной Сибири, а также ряд очень редких растений (Пешкова, 1966, 1968, 1970, 1972).

В 1963—1968 гг. сотрудники Лаборатории флоры и растительных ресурсов под руководством Л. И. Малышева обследовали высокогорную флору Станового нагорья. Были найдены новые для науки растения: *Carex malyschevii* Egor., *Colpodium ivanoviae* Malysch., *Festuca bargusinensis* Malysch., *Oxytropis kodarensis* Jurtz. et Malysch., *Pinguicula algida* Malysch., *Potentilla adenotricha* Vodop., *Taraxacum mujense* Petrocz., *T. pseudonivale* Malysch.; обнаружены также 52 редких вида, многие из них — впервые для нагорья (Малышев, Петроченко, 1966; Егорова, 1968; Иванова и др., 1968; Юрцев, 1970; Водопьянова и др., 1971; «Высокогорная флора Станового нагорья», 1972).

Ревизия гербарного материала во время непосредственной работы над «Флорой Центральной Сибири» позволила выделить ряд новых видов. Описания этих новых таксонов опубликованы (Пешкова, 1973а, б, 1974а, б, 1975, 1977) или же находятся в процессе подготовки к опубликованию.

Сотрудники других ботанических учреждений Советского Союза в последние 20—25 лет также приняли участие в изучении флоры Центральной Сибири.

В 1965—1968 гг. флору Хэнтэй-Чикойского нагорья изучала М. И. Максимова. Она описала оттуда два новых вида — *Saxifraga sochondensis*, *Sedum sukaczevii*, выявила редкие и новые для Забайкалья растения (Максимова, 1968а, б, 1970).

По прежним материалам и новым поступлениям в Гербарий БИНа сотрудники этого института обнаружили для Центральной Сибири новые виды растений, уточнили объем видов или внесли номенклатурные изменения (Бобров, 1960; Юрцев, 1961, 1964, 1965; Егорова, 1965, 1968, 1973; Цвелев, 1965, 1968, 1976; Васильев, 1970; Грубов, 1970; Леонова, 1970; Пробатова, 1971, 1973; Толмачев, 1971; Иконников, 1972, 1973,

---

[2] Описания ряда выявленных Поповым новых разновидностей опубликованы посмертно в «Конспекте флоры побережий озера Байкал» (Попов, Бусик, 1966).

1975, 1976; Голубкова, 1976; Станкевич, 1976; Чефранова, 1976, и др.). Сделали свой вклад в изучение флоры Центральной Сибири ботаники Москвы (в основном Главного ботанического сада АН СССР) и других городов страны (Ворошилов, 1967; Смирнов, 1967; Скворцов, 1968; Караваев, 1973; Красноборов, 1975, и др.). Полевые исследования флоры Забайкалья предприняла Сергиевская (1961) в связи с подготовкой «Флоры Забайкалья» (см. выше).

Приведенный выше обзор новых данных по флоре Центральной Сибири является кратким и не может быть исчерпывающим. Но он показывает целесообразность обобщения накопленных в этой области в последние два десятилетия данных в виде сводки. При работе над ней неизбежно выявились также случаи несостоятельности выделения предшествующими исследователями в качестве обособленных видов некоторых групп растений.

Семейства и роды расположены во «Флоре Центральной Сибири» по системе Энглера. Сделано это не из убеждения, что система Энглера самая совершенная и максимально отражает ход эволюционного процесса, а по практическим соображениям: она наиболее привычна, принята авторами многих флористических сводок, в частности использована составителями «Флоры СССР» (тт. I—XXX, 1934—1964). Семейство многоножковых папоротников (*Polypodiaceae*) как явно сборное разделено в сводке на 9 самостоятельных семейств. Кроме того, из сем. березовых (*Betulaceae*) выделено сем. лещиновых (*Corylaceae*), а из сем. крапивных (*Urticaceae*) — сем. коноплевых (*Cannabaceae*).

Внутри каждого рода виды расположены по алфавиту латинских названий. Лишь род *Carex*, в котором содержится 130 видов и подвидов, ради удобства разделен предварительно на секции. При выборе правильного латинского названия растения составители «Флоры Центральной Сибири» руководствовались «Международным кодексом ботанической номенклатуры» (1974). Весьма полезным оказался составленный С. К. Черепановым (1973) «Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР“ (тт. I—XXX)». Сокращения авторов латинских названий растений приняты в соответствии с указателем, составленным М. Э. Кирпичниковым в издании «Флора СССР» (1964). Фамилии приведены полностью, если их сокращение дало бы экономию лишь на один печатный знак. Например, для указания авторства П. С. Палласа или М. Г. Попова писали соответственно Pallas или M. Popov, а не Pall. или M. Pop.

Вслед за латинским названием растений в ряде случаев даны также синонимы из числа принятых как основные названия растений, содержащиеся в главнейших сводках по флоре Центральной Сибири. В номенклатуре авторы придерживались политипической концепции вида. Они исходили из того, что эволюция растений не фиксирована на уровне вида, а осуществляется с образованием подвидов, соответствующих географическим расам. Как отметил Ан. А. Федоров во введении к «Флоре Европейской части СССР», при следовании политипической концепции вида наиболее близкие географические расы, особенно с переходными формами в ранге подвида, объединяются в один вид, теперь уже резко отграниченный от соседних с ним видов, представленных довольно часто тоже географическими расами, но без всяких переходных форм; ранг вида придается также формам, замещающим одна другую не только географически, но и экологически, лишь бы их признаки были достаточно резки и константны; зато экологически замещающие формы, связанные переходами, рассматриваются в подвидовом ранге.

Авторам не всегда удавалось быть последовательными в вопросах практического применения политипической концепции вида. Это объясняется частично несовпадением личных (субъективных) точек зрения. Кроме того, авторы крайне неохотно придавали ранг подвида тому или иному таксону, трактуемому во «Флоре СССР» в качестве самостоятельного вида, если для этого требовалось вводить в обиход новую номенклатурную комбинацию. При этом имелось в виду предостережение С. К. Черепанова (1973, с. 7): «Принимая решение о понижении вида (и таксона любого другого ранга) до подвида, естественно, только после всестороннего и глубокого исследования всех близких видов систематик и флорист прежде чем сделать новую номенклатурную комбинацию должны ознакомиться с необъятной по объему и не всегда легкодоступной литературой за огромный период времени для того, чтобы выяснить, не был ли этот таксон обнародован как подвид под другим названием. Причем более поздняя дата обнародования последнего в данном случае не играет никакой роли. Воистину, таксономист тратит больше времени на поиски и изучение литературы, чем на оригинальные исследования».

Таблицы (ключи) для определения семейств, родов и видов составлены по дихотомической схеме. Проверить определения можно по приведенным в сводке морфологическим описаниям видов и подвидов. Описания сделаны на основе изучения гербарного материала из Центральной Сибири. Ради экономии места приведены только главные признаки. Кроме того, при описании видов не должны были повторяться родовые признаки, а при описании подвидов — видовые. К тому же не все основные диагностические признаки приведены в описаниях видов, если они уже были использованы в таблицах для определения.

В некоторых случаях морфологический диагноз дополнен данными о соматическом числе хромосом, которые введены в текст Р. Е. Крогулевичем. Он учитывал материалы собственных исследований высокогорной флоры Станового нагорья и флоры Восточного Саяна (Крогулевич, 1971, 1976); некоторые из них публикуются впервые. Кроме того, были приняты во внимание кариологические данные других исследователей по флоре Баргузинского заповедника и нескольких пунктов северного побережья Байкала.

Географическое распространение видов указано при перечислении 14 районов, на которые условно разделена Центральная Сибирь. Наглядно распространение растений отражено на помещенных в приложении картах ареалов. Их составила В. В. Бусик способом представительства на сеточной основе. Для этого территория между 48—60° с. ш. и 96—120° в. д. была разделена на квадраты с протяженностью сторон около 6°. Каждый из них в свою очередь был разделен на рабочих бланках на 144 малых квадрата. Черные кружки на картах обозначают нахождение того или иного вида растений в соответствующих малых квадратах независимо от того, к какой части малых квадратов относятся флористические сборы. Когда пункт произрастания растения находится не в центре, а около края квадрата, данные нанесены с погрешностью до 16—18 км. Такая неточность не имеет существенного значения, так как рабочий масштаб самой карты-основы весьма мелкий (1 : 20 млн.). Строго говоря, карты не указывают конкретных пунктов нахождения растений, а лишь отвечают на вопрос, встречается или нет данный вид растения в тех или иных квадратах. Карты приведены преимущественно для видов растений, которые имеют в Центральной Сибири границу ареала, а также особо интересных в теоретическом отношении или перспективных для хозяйственного использования.

Для облегчения широкому кругу читателей пользования сводкой в нее внесено небольшое число специальных терминов и в необходимых случаях они сопровождаются пояснениями. Было признано нецелесообразным вводить много сокращенных обозначений в морфологических описаниях растений.

«Флора Центральной Сибири» включает 113 семейств, 596 родов, 2311 видов и дополнительно к ним 74 подвида высших (сосудистых) растений без учета культурных и ненатурализовавшихся заносных растений. Сводка представляет собой одну из форм эффективного внедрения флористических и таксономических данных в сферу общественно-производственной деятельности человека. Как любая другая «Флора», она призвана содействовать решению вопросов рационального использования и охраны растительного мира, а также популяризации ботанических сведений. Содержащийся в ней обширный фактический материал имеет справочное значение и предоставляет необходимую научную базу для освоения растительных ресурсов.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. (1960). Забытые виды И. И. Георги из «Байкальской флоры». Бот. мат. (Ленинград), 20. — Васильев В. Н. (1970). Береза с Большого Ушканьего острова на Байкале. Нов. сист. высш. раст., 6. — Водопьянова Н. С., М. М. Иванова, Л. И. Малышев, Ю. Н. Петроченко. (1971). Новые и редкие растения со Станового нагорья, 3. Нов. сист. высш. раст., 7. — Ворошилов В. Н. (1967). Сибирские виды рода *Aconitum*. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 64. — Высокогорная флора Станового нагорья. (1972). Под ред. Л. И. Малышева. — Голубкова В. Ф. (1976). О роде *Dimorphostemon* Kitag. (*Cruciferae*). Нов. сист. высш. раст., 13. — Грубов В. И. (1970). Критические заметки по таксономии и номенклатуре некоторых видов рода *Iris* L. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 7. — Егорова Т. В. (1965). Новый вид рода *Carex* L. с Хамар-Дабана. Нов. сист. высш. раст., 2. — Егорова Т. В. (1968). Новые виды рода *Carex* L. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 5. — Егорова Т. В. (1973). Заметки о видах рода *Carex* L. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 10. — Иванова М. М. (1965). О новых и редких растениях с Хамар-Дабана. Нов. сист. высш. раст., 2. — Иванова М. М., Н. С. Водопьянова, Л. И. Малышев, Ю. Н. Петроченко. (1968). Новые и редкие растения со Станового нагорья, 2. Нов. сист. высш. раст., 5. — Иконников С. С. (1972). Заметки об *Arenaria saxatilis* L. Нов. сист. высш. раст., 9. — Иконников С. С. (1973). Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 1. Нов. сист. высш. раст., 10. — Иконников С. С. (1975). Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 2. Нов. сист. высш. раст., 12. — Иконников С. С. (1976). Заметки о гвоздичных (*Caryophyllaceae*), 3. Нов. сист. высш. раст., 13. — Караваев М. Н. (1973). Заметки о гербарии И. И. Георги. Нов. сист. высш. раст., 10. — Красноборов И. М. (1975). О роде *Mannagettaea* H. Smith (*Orobanchaceae*) в СССР. Нов. сист. высш. раст., 12. — Крогулевич Р. Е. (1971). Роль полиплоидии в генезисе высокогорной флоры Станового нагорья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск. — Крогулевич Р. Е. (1976). Числа хромосом некоторых видов растений Тункинских Альп (Восточный Саян), 1. Изв. СО АН СССР, 15. — Леонова Т. Г. (1970). Новые виды рода *Artemisia* L. флоры СССР. Нов. сист. высш. раст., 6. — Максимова М. И. (1968а). Новый вид рода *Sedum* L. из Забайкалья. Нов. сист. высш. раст., 5. — Максимова М. И. (1968б). Редкие растения с Хэнтэй-Чикойского нагорья. Нов. сист. высш. раст., 5. — Максимова М. И. (1970). Новый вид камнеломки с Малого Сохондо. Нов. сист. высш. раст., 6. — Малышев Л. И. (1960а). Новый вид рода *Saxifraga* L. Бот. мат. (Ленинград), 20. — Малышев Л. И. (1960б). О редких растениях Восточных Саян. Бот. мат. (Ленинград), 20. — Малышев Л. И. (1960в). Флористические находки в высокогорьях Восточного Саяна. Научн. чтения памяти М. Г. Попова, 3. Иркутск. — Малышев Л. И. (1961). О новых и редких видах с Восточного Саяна, 1, 2. Бот. мат. (Ленинград), 21. — Малышев Л. И. (1963). О новых и редких видах с Восточного Саяна, 3. Бот. мат. (Ленинград), 22. — Малышев Л. И. (1965а). О новых и редких растениях Восточного Саяна, 4. Нов. сист. высш. раст., 2. — Малышев Л. И. (1965б). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Малышев Л. И. (1968). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. — Малышев Л. И., Ю. Н. Петроченко. (1966). Новые и редкие растения со Станового нагорья. Нов. сист. высш. раст., 3. — Международный кодекс ботанической номенклатуры, принятый XII Международным ботаническим конгрессом. (1974). — Пешкова Г. А. (1966). К флоре Читинской области. Нов. сист. высш. раст., 3. — Пешкова Г. А. (1968). Находка *Onoclea sensibilis* L. и *Euonymus sacrosancta* Koidz. в Даурии. Бот. ж., 53, 1. — Пешкова Г. А. (1970). Новые и редкие виды из Восточной Сибири. Нов. сист. высш. раст., 6. — Пешкова Г. А. (1972). Степная флора Байкальской Сибири. — Пешкова Г. А. (1973а). Заметки о злаках Средней Сибири. Нов. сист. высш. раст., 10. — Пешкова Г. А. (1973б). О роде *Ptilagrostis* Griseb. в Восточной Сибири. Нов. сист. высш. раст., 10. — Пешкова Г. А. (1974а). О некоторых видах рода *Iris* L. из Средней Сибири. Нов. сист. высш. раст., 11. — Пешкова Г. А. (1974б). О роде *Asparagus* L. в Центральной Сибири. Нов. сист. высш. раст., 11. — Пешкова Г. А. (1975). Заметки по флоре Средней Сибири, 1. Нов. сист. высш. раст., 12. — Пешкова Г. А. (1977). Три новых вида семейства астровых (сложноцветных) из Центральной Сибири. Бот. ж., 62, 2. — Попов М. Г. (1957, 1959). Флора Средней Сибири, 1, 2. — Попов М. Г., В. В. Бусик. (1966). Конспект флоры побережий озера Байкал. — Пробатова Н. С. (1971). Новые виды мятлика (*Poa* L.) с Дальнего Востока. Нов. сист. высш. раст., 8. — Пробатова Н. С. (1973). О систематическом положении *Poa ircutica* Roshev. Нов. сист. высш. раст., 10. — Сергиевская Л. П. (1961). О редких растениях Забайкалья. Сист. заметки. Герб. Томск. унив., 82. — Сергиевская Л. П. (1966—1972). Флора Забайкалья, 1 (1966), 2 (1969), 3 (1972а), 4 (1972б). — Скворцов А. К. (1968). Ивы СССР. — Смирнов П. А. (1967). О забайкальских волосовидных ковылях. Бюлл. МОИП, отд. биол., 4. — Станкевич А. К. (1976). *Vicia multicaulis* Ledeb. и близкие виды. Нов. сист. высш. раст., 13. — Толмачев А. И. (1971). О *Papaver anomalum* Fedde и *Papaver amurense* N. Busch. Нов. сист. высш. раст., 7. — (Турчанинов Н.) Turczaninow N. (1842, 1845/1856). Flora baicalensi-dahurica. 1, 2 (1, 2). — Флора Европейской части СССР, т. 1. (1974). Под ред. Ан. А. Федорова. — Флора Забайкалья (1929, 1931, 1937, 1941, 1949, 1954, 1975), 1—7. — Флора СССР (1934—1964). I—XXX. — Флора СССР. Алфавитные указатели к тт. I—XXX. (1964). — Цвелев Н. Н. (1965). К систематике рода вейник (*Calamagrostis* Adans.) в СССР. Нов. сист. высш. раст., 2. — Цвелев Н. Н. (1968). Злаки. В кн.: Растения Центральной Азии, 4. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). — Чефранова З. В. (1976). Новые виды *Thermopsis* R. Br. Нов. сист. высш. раст., 13. — Юрцев Б. А. (1961). О новых видах остролодочников из Сибири. Бот. мат. (Ленинград), 21. — Юрцев Б. А. (1964). Конспект системы секции *Baicalia* Bunge рода *Oxytropis* DC. Нов. сист. высш. раст., 1. — Юрцев Б. А. (1965). Новые растения из Восточной Якутии. Нов. сист. высш. раст., 2. — Юрцев Б. А. (1970). Заметки о видах рода *Oxytropis* DC. из Восточной Сибири. Нов. сист. высш. раст., 6.

Центральный сибирский
ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 11 VII 1977.

ОБЗОРЫ

УДК (048.8) : 001.2 : 582.26

А. И. Прошкина-Лавренко, В. С. Шешукова-Порецкая

ОБЗОР МОНОГРАФИЙ ПО ДИАТОМОВЫМ ВОДОРОСЛЯМ СССР ЗА 1971—1976 гг.

A. I. PROSHKINA-LAVRENKO, V. S. SHESHUKOVA-PORETZKAJA. A REVIEW OF THE MONOGRAPHS ON DIATOMS OF THE U. S. S. R., 1971—1976

Успешному исследованию диатомовых водорослей в СССР способствовали публикации «Диатомового анализа», кн. 1—3 (1949—1950) и «Определителя пресноводных водорослей СССР», вып. 4 (1951). В них включены все известные до 1946 г. ископаемые и современные диатомеи Советского Союза. После появления этих руководств опубликовано большое число работ, что потребовало составления новой сводки «Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные» (1974). Том I этого издания посвящен общим вопросам, в связи с этим он рассматривается в настоящем обзоре в первую очередь. Остальные работы (Моисеева, 1971; Черемисинова, 1973; Стрельникова, 1974; Хурсевич, 1976), касающиеся диатомей разного возраста, расположены в порядке их публикования.

Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные, I. Л., «Наука», 1974, 403 с., 20 текст. табл., 16 рис., 93 табл. микрофотогр. и рис., библ. 1470 назв. Отв. ред. А. И. Прошкина-Лавренко.

В этом томе обобщены и систематизированы материалы по опубликованным (преимущественно после выхода в свет «Диатомового анализа») работам и неопубликованным результатам новых исследований авторов. В следующих томах будут помещены принятая в этом издании система диатомовых водорослей, описание, таблицы для определения и иллюстрации ископаемых и современных диатомей СССР. Том I разделен на две части.

Часть первая (главы I—VII) содержит новейшие сведения (с учетом данных электронной микроскопии) о деталях строения протопласта, мембраны и панциря диатомей. В ней (также на современном уровне) разбираются вопросы их физиологии, воспроизведения, биологии. Кратко рассмотрены принципы классификации диатомовых водорослей в исторической последовательности, начиная с 30-х годов прошлого века, и обсуждается проблема будущей таксономии, основанной на данных световой и электронной микроскопии. Изложена методика исследования ископаемых и современных диатомей, даны рекомендации по оформлению результатов научного исследования, приведена аннотированная основная справочная литература. Освещены роль диатомей в процессе осадконакопления в морях и континентальных водоемах, условия образования и распределение в них диатомовых илов; последнее иллюстрировано картами.

Часть вторая (главы VIII—XIII) состоит из очерков по диатомеям в отложениях от мезозоя до голоцена и в современных морях и озерах. Каждый очерк содержит обзор литературы, характеристику диатомовой флоры соответствующего возраста, комплексы характерных видов, приуроченных к определенным стратиграфическим подразделениям, и сопоставление их в пределах СССР и вне его. Эти материалы используются для реконструкции палеогеографической обстановки и для составления стратиграфических схем. Комплексы диатомей иллюстрированы микрофотографиями, а смена их во времени — диаграмами и текстовыми таблицами.

По морским диатомовым водорослям мезозоя наиболее подробно описана позднемеловая флора кампана восточного склона Урала, указано ее сходство с позднемеловой флорой других регионов Бореальной палеобиогеографической области: европейской части СССР и Польши. Для Индо-Тихоокеанской палеобиогеографической области отмечены общие черты в составе диатомей позднего мела Корякского нагорья и маастрихта Калифорнии (США). На основании видового разнообразия и сложности строения панцирей позднемеловых диатомей сделан вывод о пройденном ими длительном пути эволюции.

Морские диатомовые водоросли палеогена охарактеризованы комплексами из многих районов европейской и азиатской частей СССР. Почти все местонахождения отнесены к Средиземноморской палеобиогеографической области. Палеоценовая флора диатомей описана из Среднего Поволжья и с восточного склона Урала. Наиболее полные данные сообщены о диатомеях эоцена, широко распространенных во многих районах СССР. Установлено обилие и разнообразие эоценовых диатомей с преобладанием форм центричного типа и появлением высокоорганизованных форм среди пеннатных диатомей. Пять разновозрастных эоценовых комплексов сопоставлены с комплексами из Западной Европы, Новой Зеландии, Малых Антильских островов и Калифорнии. К Тихоокеанской палеобиогеографической области отнесена позднеэоценовая—олигоценовая флора р. Анадырь. В истории развития морской палеогеновой флоры намечены два крупных этапа — палеоценовый и эоценовый.

В очерке по морским диатомовым водорослям неогена рассмотрены комплексы морских и солоноватоводных видов, распространенные на юге европейской части СССР и на Дальнем Востоке. По изменениям в их составе сделано заключение о непостоянстве палеогеографической обстановки в миоцене и плиоцене в Причерноморье и Прикаспии и об интенсивном процессе видообразования, особенно у пеннатных форм. В Причерноморье наиболее хорошо изучена позднемиоценовая флора сармата, в Прикаспии — преимущественно плиоценовая флора акчагыла. Констатирована генетическая связь неогеновой флоры с современной флорой южных морей. По Дальнему Востоку описаны наиболее детально средне- и позднемиоценовые комплексы диатомей из разных районов Сахалина и Камчатки. Приведены данные о миоценовых и плиоценовых диатомеях с островов Карагинского и Итурупа. Выделены этапы развития дальневосточной морской неогеновой флоры. В результате анализа флоры неогена СССР охарактеризована различная палеогеографическая и палеоэкологическая обстановка в миоценовых и плиоценовых морях восточной части Средиземноморской и северо-западной части Тихоокеанской палеобиогеографических областей. Установлены черты сходства неогеновой морской и солоноватоводной флоры европейской части СССР с синхронной флорой Западной Европы, а дальневосточной — с флорой Японии, островов Прибылова и Калифорнии.

Из пресноводных диатомовых водорослей неогена рассмотрены миоценовые и плиоценовые диатомеи и частично их предшественники — позднеолигоценовые. Детально описаны миоценовые комплексы из разных регионов азиатской части СССР, отмечена недостаточная изученность одновозрастной флоры европейской части СССР. Для территории азиатской части констатировано развитие миоценовой флоры в условиях пресных, в основном эвтрофных озер. При описании плиоценовой флоры обращено внимание на локальный характер комплексов Закавказья и Прикамья, на богатство и разнообразие систематического состава диатомовой флоры в окрестностях Байкала, в Приморье и на Западной Камчатке. Отмечено сходство родового состава и различие комплексов доминантных видов в плиоценовой, плейстоценовой и современной флорах. В пределах неогена установлено наибольшее сходство между одновозрастными пресноводными комплексами Приморья, Камчатки и Японии.

В очерке по диатомовым водорослям плейстоцена и голоцена описаны комплексы диатомей разного генезиса из многих местонахождений в осадочных породах на материке и в колонках донных осадков современных морских и континентальных водоемов; литература по ним очень велика. По раннему плейстоцену более подробно описаны озерные комплексы диатомей Армении и Центральной Камчатки, морские — северной части Тихого океана; по среднему плейстоцену — комплексы различной экологии из европейской части СССР, морские — из Охотского и Берингова морей и Прикамчатского района Тихого океана. На основании изучения многочисленных и разнообразных по составу позднеплейстоценовых и голоценовых диатомей выделен ряд стадий в истории развития морей, больших и малых озер, существовавших на территории СССР в межледниковую и послеледниковую эпохи. В пределах четвертичного периода намечаются три крупных этапа в развитии диатомей: ранне-, средне- и позднеплейстоценовый-голоценовый, формировавшихся под влиянием экологических, географических и генетических факторов. При стратиграфическом и палеогеографическом использовании диатомей рекомендовано учитывать сдвиги ареалов видов, связанные с климатическими колебаниями и изменениями границ климатических зон.

По диатомеям современных морей и озер СССР кратко изложены сведения о флоре планктона, а для ряда водоемов — и бентоса. Дана характеристика диатомовой флоры северных, дальневосточных, южных морей и Балтийского моря. Обращено внимание на формирование флоры в разных климатических зонах с различными гидрологическим режимом и влиянием океанических вод, а также теплых и холодных течений. Для каждого из морей приведены краткие сведения о глубинах, температурном и солевом режимах, степени развития ледового покрова и величины берегового стока; с этими факторами связано разнообразие систематического, экологического и биогеографического составов планктона и его доминантных видов в разных участках моря в разные биологические сезоны. Отмечена меньшая изученность диатомей бентоса по сравнению с планктоном. Исследования диатомовой флоры морей дают основание судить о наличии или отсутствии связи между бассейнами в различные отрезки геологического времени.

Фитопланктон озер, которых в СССР множество (в отдельных регионах они исчисляются десятками и сотнями тысяч), зависит от биогеографических условий ландшафта, поэтому описание диатомовой флоры озер дано по ландшафтным растительно-климатическим зонам и подзонам. Особо рассматривается флора озер горных систем и азональных соленых озер различной минерализации. Подчеркнуто влияние локальных факторов на формирование микрофитобентоса озер.

Рассматриваемая общая сводка по ископаемым и современным диатомеям СССР, иллюстрированная многочисленными, большей частью оригинальными микрофотографиями, представляет собой труд многих авторов. Составление ее было вызвано необходимостью обобщения большого фактического материала, опубликованного в статьях, сборниках, региональных сводках и монографиях. По этому поводу было принято «Решение Первого Всесоюзного палеоальгологического совещания» в Новосибирске (1966) и высказаны многочисленные пожелания советских и зарубежных специалистов. В настоящее время это руководство широко используется альгологами и стратиграфами и оказывает большую помощь при подготовке молодых кадров. Как и во всякой крупной работе, в этой книге имеются некоторые недочеты. Например, в очерке по диатомеям плейстоцена Сибири в заголовке указана только Западная Сибирь, в таблице диатомовых комплексов плейстоцена Западной Сибири нижнюю границу Q_3 следовало провести под казанцевским горизонтом; в очерке по современным диатомеям время существования Литоринового моря нужно отнести к голоцену.

А. И. Моисеева. Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 171, Л., «Недра», 1971, 152 с., 1 текст. табл., 21 табл. микрофотогр. и рис., библ. 135 назв.

Этот труд назван атласом, но по содержанию является первым монографическим описанием миоценовой и плиоценовой флор крупного региона Дальнего Востока: Приморского края и юга Хабаровского. Широко распространенные здесь неогеновые континентальные отложения содержат обильные остатки диатомей, мало изученных до исследований автора. Большой фактический материал — многолетние, преимущественно личные сборы А. И. Моисеевой — авторитетного специалиста по пресноводным диатомеям неогена СССР, систематически обрабатывались ею, начиная с 1953 г.

В кратком стратиграфическом разделе рассматриваются осадочные и вулканогенные образования неогена в их стратиграфической последовательности с палеоботанической характеристикой (остатки высших растений, в том числе пыльца и споры). Все местонахождения диатомей приурочены к озерным осадкам, среди которых нередки диатомиты.

В Приморье выделены два основных миоценовых комплекса диатомей: ранне-среднемиоценовый из кизинской свиты и позднемиоценовый из усть-суйфунской. В Хабаровском крае обнаружен комплекс, близкий к позднемиоценовому Приморья. Два основных плиоценовых комплекса диатомей установлены в Приморье: первый — в нижней части суйфунской свиты, второй — в самой верхней ее части. В Хабаровском крае найден плиоценовый комплекс диатомей в туфогенно-осадочных породах в бассейне р. Коппи. Для Приморья и некоторых районов Хабаровского края составлен сводный систематический список неогеновых пресноводных диатомей с единичными солоноватоводными видами.

Автором выявлен ряд характерных черт неогеновой флоры Приморья: нечеткие границы между отдельными видами и родами, хорошо обособленными в современной флоре; наличие у некоторых родов морфологических признаков (асимметрия панциря, отсутствие осевого поля и другие особенности у ряда пеннатных форм), не свойственных современным представителям этих родов; отклонения в размерах и структуре многих неогеновых видов от современных; присутствие пресноводных видов с панцирями морского типа строения, указывающих на возможность происхождения континентальной флоры диатомей от более древней морской. Освещены история развития миоценовой и плиоценовой флор Приморья и палеоэкологические условия ее существования, уточнен возраст некоторых отложений. Сделано сопоставление изученных комплексов с синхронной флорой других районов СССР и зарубежных стран. Установлены наибольшая близость одновозрастных миоценовых комплексов Приморья, Хабаровского края, Забайкалья, Японии и более отдаленные генетические связи с миоценовыми диатомеями Западной Сибири, наибольшее сходство между плиоценовыми комплексами Приморья, Камчатки (западное побережье) и Японии и некоторые общие черты с одновозрастными диатомеями США (штаты Орегон, Калифорния).

Своеобразный таксономический состав комплексов диатомей из отдельных стратиграфических подразделений неогена Приморья и сопоставимость их с некоторыми одновозрастными комплексами других районов СССР и зарубежных территорий значительно расширяют возможность использования их для определения возраста, генезиса и корреляции разрезов континентальных отложений при составлении стратиграфических схем, а также для освещения истории развития диатомовой флоры и эволюции диатомей.

Систематическая часть работы включает описание 128 видов и внутривидовых таксонов, среди которых 16 новых для науки. Оформление всех таксонов выполнено правильно, с учетом требований международного кодекса. Для родов, имеющих много видов, и для видов, богатых внутривидовыми таксонами, составлены ключи для их определения. Роды снабжены краткими диагнозами, виды и внутривидовые таксоны имеют полное описание и сравнение с близкими формами, указаны экология, местонахождения в Приморье и Хабаровском крае, время существования и географическое распространение. Все виды, разновидности и формы иллюстрированы одним или несколькими прекрасно выполненными штриховыми рисунками или микрофотографиями (×1000); к сожалению, не все они хорошо воспроизведены в печати. Такое полное оформление всех таксонов делает систематическую часть этого труда незаменимым справочником по неогеновой диатомовой флоре. Следует лишь заметить, что виды следовало расположить в генетическом порядке, а к разделу экологии целесообразно было добавить тип местообитания каждого вида, так как в общей части работы это служило основой для заключения автора о характере палеогеографической обстановки в эпоху неогена. Это замечание не умаляет научной и практической ценности монографии А. И. Моисеевой, которая надолго останется настольной книгой для палеонтологов-диатомологов, геологов и географов, она с успехом используется и альгологами, занимающимися современными диатомеями континентальных водоемов.

Е. А. Черемисинова. Диатомовая флора неогеновых отложений Прибайкалья (Тункинская котловина). Новосибирск, «Наука», 1973, 68 с., 10 рис., 12 табл. микрофотогр., библ. 98 назв.

Эта работа, написанная известным специалистом по четвертичным диатомеям СССР, автором ряда статей по пресноводным диатомеям неогена, посвящена неогеновой диатомовой флоре Тункинской котловины Прибайкалья. Она состоит из двух частей.

Первая часть содержит краткое геологическое описание Тункинского района и результаты исследований неогеновых отложений. Найдены обильные остатки диатомей, комплексы их описаны для миоцена и плиоцена по отдельным обнажениям и скважинам, для каждого разреза приведены литология, общая характеристика комплексов диатомей, изменения в составе доминирующих и характерных форм, иллюстрированные диаграммами. Для некоторых видов указаны геолого-географическое распространение и принадлежность к тому или иному биотопу. Всего установлено два разновозрастных комплекса диатомей: средне-позднемиоценовый из угленосной свиты и плиоценовый из ахаликской. Дана реконструкция палеоэкологической и палеогеографической обстановки во время существования неогеновой диатомовой флоры Тункинского района: неглубокие миоценовые озера эвтрофного типа сменились в плиоцене глубоким олиготрофным озером, что связано с процессом плиоценового орогенеза и усиления вулканической деятельности в Прибайкалье.

Систематическая часть включает более 200 видов, разновидностей и форм диатомей, относящихся к 38 родам, 9 семействам и двум порядкам. Роды расположены в генетическом порядке, некоторые виды — также в генетическом, другие — в алфавитном порядке. За названием вида следует ссылка большей частью на основные руководства и определители, реже на первоисточник, иногда на несколько литературных источников. Для некоторых видов приведены краткие диагнозы, иногда — сравнение с близкими таксонами и экологической характеристикой, для многих видов указаны только размеры и количество элементов структуры. Местонахождения диатомей в свитах миоцена и плиоцена Прибайкалья даны с оценками обилия. Распространение приведено не для всех видов и преимущественно по Западной Сибири и Дальнему Востоку. Значительное число видов иллюстрировано одной или несколькими микрофотографиями, к сожалению, плохо воспроизведенными в печати. В конце работы помещен указатель всех таксонов к систематической части и сформулированы основные выводы.

Работа Е. А. Черемисиновой ценна для познания неогеновой пресноводной диатомовой флоры Прибайкалья и палеогеографии этого региона; выделенные комплексы имеют точную привязку к определенным разрезам. Интересны находки байкальских видов в плиоцене и отчасти в миоцене Тункинской котловины. Некоторые наши замечания относятся к систематической части. Не указан отдел водорослей, к которому относится класс *Diatomeae*, не выдержано расположение видов в генетическом порядке, для новой разновидности *Navicula amphibola* var. nova не даны название и иллюстрация, для ряда редких и новых видов слишком кратко составлены диагнозы и для всех изученных таксонов недостаточно полно указано распространение.

Н. И. Стрельникова. Диатомеи позднего мела (Западная Сибирь). М., «Наука», 1974, 201 с., 5 текст. табл., 11 илл. в тексте, 57 табл. микрофотогр., библ. 122 назв.

Монография написана крупным специалистом в этой области. Она состоит из двух частей: общей и систематической.

В общей части кратко изложен обзор советской и зарубежной литературы по позднемеловым диатомеям и дан всесторонний анализ оригинальных материалов автора. Для разных пунктов севера Западной Сибири приведены описания исследованных обнажений и скважин с фаунистическим обоснованием возраста пород. Разрезы иллюстрированы графическими схемами. Диатомеи хорошей сохранности приурочены к породам кампана и отчасти маастрихта (?)-дания (?) Полярного, Приполярного и Мужинского Урала.

Анализ таксономического состава и сводный систематический список позднемеловых диатомей севера Западной Сибири дают полное представление о богатстве и разнообразии диатомовой флоры, а также о распределении, степени обилия в разных слоях разрезов и геолого-географическом распространении каждого вида. Приведены данные о наличии диатомей, но плохой сохранности в породах того же возраста в западной части Западно-Сибирской низменности и Усть-Енисейском р-не и о редких находках диатомей на восточном склоне Северного и Среднего Урала. Точное определение местообитания диатомей кампана Западной Сибири затруднено, так как почти все виды вымершие; по единичным видам, дожившим до современности, и обилию спор вымерших видов сделано заключение, что диатомеи кампана были морскими планктонными с примесью бентосных форм и обитали в неритической области.

На Приполярном Урале из отложений кампанского возраста автором выделены три разновозрастных комплекса диатомей: один для раннего кампана и два для позднего. Все характерные комплексы (один для кампана в целом и три для его подразделений) иллюстрированы оригинальными микрофотографиями. Сделаны ценные наблюдения по истории развития позднемеловой флоры и морфологической изменчивости диатомей за длительный период времени (свыше 5 млн. лет). Подсчет численности створок диатомей на 1 г диатомовых пород показал, что диатомиты в этом отношении близки к современным океаническим диатомовым илам. Высокую продуктивность западносибирского позднемелового моря автор предположительно связывает с особенностями его гидродинамического режима.

Прослежено распространение позднемеловых диатомей на территории СССР и проведено сравнение их с одновозрастной флорой зарубежных стран. Диатомеи Среднего Поволжья и Западного Приуралья сопоставляются с комплексами кампана Западной Сибири и имеют общие черты с позднемеловыми диатомеями Польши (Гдыня), вся эта группа принадлежит к Бореальной палеобиогеографической области. Диатомеи Корякского нагорья ближе к калифорнийским, датированным маастрихтом, и относятся к Индо-Тихоокеанской палеогеографической области. Особо рассматривается вопрос о древности диатомей. Находки юрских диатомей в Поволжье и Западной Европе считаются недостоверными, в Западной Сибири — требуют подтверждения. Сведения о раннемеловой флоре малочисленны. Обилие и разнообразие позднемеловых диатомей (290 видов и внутривидовых таксонов, принадлежащих к 59 родам), сложность строения их панцирей свидетельствуют о том, что эта флора прошла длительный путь эволюции и корни ее, по-видимому, следует искать, учитывая медленный темп эволюционных процессов, в доюрских отложениях.

Систематическая часть монографии включает детальное описание около 140 видов и внутривидовых таксонов (в том числе более 20 новых), относимых к 31 роду, 8 семействам и 5 порядкам. Диатомеи позднего мела принадлежат к центричному типу, но среди них уже начали появляться единичные виды пеннатного строения. Описание видов и внутривидовых таксонов дано подробно и логично. За диагнозом таксона следует ссылка на первоисточник, основные синонимы и сравнение с близко родственными формами, указаны местонахождения и геолого-географическое распространение в СССР и за рубежом. Нельзя лишь согласиться с включением видов рода *Trinacria* Heib. (*T. anissimovae* Jousé, *T. excavata* Heib. и др.) в род *Triceratium* Ehr.; по нашему мнению, следует принять объем рода *Triceratium* sensu str. (Hendey, 1964; Глезер, 1975).

Монография Н. И. Стрельниковой является большим вкладом в познание систематического состава позднемеловых диатомей, она чрезвычайно важна тем, что здесь впервые монографически описана детально изученная древняя диатомовая флора СССР. Ценнейшей частью работы является атлас, состоящий из 57 таблиц прекрасно выполненных оригинальных микрофотографий всех таксонов, описанных в систематической части; они хорошо воспроизведены в печати. Эта книга служит незаменимым справочником для диатомологов и геологов-стратиграфов. Наблюдения автора по морфологической изменчивости видов за длительный период жизни (миллионы лет) весьма интересны и для биологов-эволюционистов других специальностей.

Г. К. Хурсевич. История развития диатомовой флоры озер Нарочанского бассейна. Минск, «Наука и техника», 1976, 152 с., 15 текст. табл., 11 рис., 14 табл. микрофотогр., библ. 135 назв.

В течение ряда лет Институт геохимии и геофизики АН БССР проводит детальные комплексные исследования по стратиграфии и палеогеографии антропогена Белоруссии. Монография Г. К. Хурсевич, выполненная в ходе этих работ, является вместе с тем самостоятельным трудом. Она посвящена позднеплейстоценовым и голоценовым диатомеям пяти разнотипных озер Нарочанского бассейна Минской обл. Работа содержит общий раздел, описание новых, интересных и редких для территории СССР видов и полные систематические списки диатомей.

В общем разделе дана краткая характеристика природных условий изученных озер и методика исследования. По литературным данным описаны типы водоемов, происхождение и характер их котловин. Изложены результаты изучения диатомей в наилке всех озер. Выявлены особенности распределения диатомей в зависимости от характера биотопов, галобности, активной реакции воды, принадлежности к биогеографическим группам. Описаны характерные комплексы диатомей в разных зонах озер: литорали, сублиторали и зоне максимальных глубин. Для каждой зоны указаны характер грунта, ассоциация макрофитов, видовой состав комплекса диатомей и степень участия в его формировании планктонных, эпифитных и донных форм. Материал иллюстрирован диатомовыми диаграммами.

Детально исследованы на содержание диатомей колонки донных отложений мощностью до 8 м, взятые на литорали и сублиторали четырех озер. Для каждого разреза выявлены особенности распределения диатомей по тем же показателям, что и для современной флоры этих озер. Установлено, что за время осадконакопления состав диатомей не был постоянным: неоднократно сменялись доминантные виды, степень обилия диатомей и соотношение экологических групп; выделенные по этим критериям периоды и фазы в развитии диатомей сопоставлены с данными пыльцевого анализа, геологии, археологии и др. Закономерности развития ископаемой флоры диатомей озер Нарочанского бассейна рассмотрены автором в сопоставлении с одновозрастной флорой других районов СССР и Западной

Европы. В развитии диатомовой флоры выделено шесть периодов: позднеледниковый (с тремя фазами, датированными ранним дриасом, беллингом—средним дриасом, аллередом—поздним дриасом), пребореальный, бореальный, атлантический, суббореальный и субатлантический; для каждого из них приведены характерные виды диатомей. Установлена наибольшая близость исследованной автором позднеплейстоценовой и голоценовой флоры Белоруссии с синхронной флорой средней полосы европейской части РСФСР, Литвы, Польши, ФРГ, Дании и Англии.

В работе дано описание около 40 редких, интересных и новых для СССР видов и внутривидовых таксонов, показывающее, что автор является хорошим систематиком. Составлены систематические списки диатомей, обнаруженных в наилке каждого из пяти озер, — всего 320 видов и разновидностей; для всех таксонов указаны экология (галобность, отношение к pH воды), тип местообитания, принадлежность к биогеографической группе и оценка обилия в пункте отбора проб. С теми же экологическими и биогеографическими показателями составлены систематические списки диатомей из толщи донных отложений четырех озер — всего 364 вида и внутривидовых таксона, указаны оценки их обилия в разные периоды и фазы развития диатомовой флоры исследованных водоемов в позднем плейстоцене и голоцене. Текст книги иллюстрирован шестнадцатью таблицами микрофотографий диатомей, превосходно выполненных автором в оптическом микроскопе (×1000); к сожалению, воспроизведение их в печати оставляет желать лучшего.

Это тщательно проведенное научное исследование молодого автора является первой монографией по истории диатомовой флоры озер Белоруссии. Только специалист может по достоинству оценить труд автора, вложенный в обработку богатого и разнообразного материала. Следует лишь заметить, что наличие алфавитного указателя видов облегчило бы пользование систематической частью работы.

Все рассмотренные выше монографии по ископаемым и современным диатомеям свидетельствуют о том, что изучение этого отдела водорослей, столь важного для познания альгофлоры водоемов, палеогеографии, стратиграфии, определения качества диатомитов, продолжает интенсивно развиваться в нашей стране.

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И. (1975). К ревизии рода *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt, 1930 (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 60, 9. — Диатомовый анализ. (1949—1950), 1—3. — Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные. (1974), I. — Моисеева А. И. (1971). Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Тр. ВСЕГЕИ, нов. сер., 171. — Определитель пресноводных водорослей СССР. (1951). 4. Диатомовые водоросли. — Решение Первого Всесоюзного палеоальгологического совещания. (1966). Новосибирск. — Стрельникова Н. И. (1974). Диатомеи позднего мела (Западная Сибирь). — Хурсевич Г. К. (1976). История развития диатомовой флоры озер Нарочанского бассейна. — Черемисинова Е. А. (1973). Диатомовая флора неогеновых отложений Прибайкалья (Тункинская котловина). — Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. *P. V. Bacillariophyceae* (Diatoms), London.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Ленинградский государственный
университет.

Получено 18 XI 1977.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 006.3 : 502.7 : 581.9+581.524.4

А. М. Семенова-Тян-Шанская, Л. В. Табака

ПЕРВАЯ ВСЕСОЮЗНАЯ НАУЧНАЯ ШКОЛА ПО ОХРАНЕ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

A. M. SEMENOVA-TJAN-SHANSKAYA, L. V. TABAKA.
THE FIRST ALL-UNION SCIENTIFIC SEMINAR
ON PROTECTION OF FLORA AND VEGETATION

5—9 сентября 1977 г. в г. Риге, на базе Института биологии АН Латвийской ССР работала «Первая Всесоюзная научная школа по охране флоры и растительности», организованная по плану секции «Охрана растительного мира» Научного Совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира».

В работе школы приняло участие 85 человек, представлявших ботанические учреждения всесоюзной и республиканских Академий наук СССР и вузов.

Программа школы включала несколько разделов: 1) прослушивание обзорных лекций-докладов, посвященных вопросам классификации охраняемых территорий и принципам отбора видов растений, нуждающихся в охране; 2) посещение национального парка (НП) «Гауя» ЛатвССР; 3) информативные сообщения о состоянии ряда охраняемых территорий в некоторых регионах СССР и о научно-методических принципах охраны флоры и растительности; 4) дискуссия по всем затронутым вопросам; 5) демонстрация цветных диапозитивов.

Лекцию «Национальный парк — тип охраняемых территорий мира» прочел **Я. Х. Эйларт** (Тарту), иллюстрировавший затем свое выступление показом слайдов, посвященных наиболее крупным национальным паркам Северной Америки и Африки.

Автор, принимавший участие в составе советской делегации в работе X Генеральной Ассамблеи Международного Союза охраны природы (МСОП) в Нью-Дели в 1969 г., ознакомил слушателей школы с рекомендованным для всех государств единым понятием национального парка. НП — относительно большая территория, где одна или несколько экосистем не изменены деятельностью человека, где виды растений и животных и вся среда обитания в целом имеют научное, учебно-просветительное или рекреационное значение. Эта территория не должна использоваться в хозяйственных целях. Рекомендуется не применять термин НП к резерватам (заповедникам), специальным заказникам, а также к территориям, где рекреационные задачи превышают природоохранные. Нередко НП путают с природными парками (ПП). Последние по международной классификации стоят ближе к нашим ландшафтным заказникам.

Наиболее сложной проблемой, возникающей при эксплуатации НП, является совмещение охраны природы в них и приема большого числа посетителей. Эта проблема частично решена в Лахемааском НП в Эстонии, где выделено несколько зон: заповедная, природные ландшафты, рассредоточенные зоны отдыха, сельскохозяйственная (переходная или буферная). Рекреационная нагрузка в НП регулируется созданием системы природно-учебных троп.

В заключение еще раз было отмечено, что цель и назначение создания НП — охрана и изучение природы, ее использование для отдыха без нарушения естественных ландшафтов и саморегулирующих свойств экосистем.

В. Н. Тихомиров (Москва) назвал свою лекцию «Принципы отбора видов растений в национальных парках». Он отметил, что в СССР НП пока созданы лишь в прибалтийских республиках и переносить опыт их организации в другие регионы очень сложно и, видимо, на остальной территории СССР НП будут отличаться от прибалтийских и зарубежных, приближаясь в своей характеристике к ПП. Чтобы не затруднять практическую работу по охране природы, по мнению докладчика, следует отказаться от многоступенчатости в природоохранной системе. Вполне достаточно иметь четыре категории охраняемых территорий: заповедник, природный парк, заказник, памятник природы.

При отборе видов растений для охраны в НП и ПП следует учитывать: а) необходимость охраны вида в научных целях (сохранение и изучение), б) эстетический аспект охраны (чем богаче представлена местная флора в НП, тем большую ценность она имеет для показа), в) познавательное значение. В целом такая организация охраны будет иметь огромное воспитательное значение.

По мнению Тихомирова, в НП нецелесообразно охранять всю флору, ибо это не входит в функции НП и в этом состоит главное отличие их от заповедников. Но все же следует стремиться к сохранению максимума флористического разнообразия. В заповедных зонах НП должен существовать режим абсолютной охраны.

Так, в целях стимулирования природоохранной пропаганды посетителям НП нужно не только рассказывать о редких растениях, но и показывать их в природе.

НП представляют собой широкое поле для организации эксперимента при разработке режимов охраны, рекомендаций по наиболее оптимальному использованию активно осваиваемых рекреационных территорий (как охраняемых, так и неохраняемых) и т. д. Особое внимание в НП должно быть уделено экологическим исследованиям. Для действенной охраны растительного покрова в НП необходима специальная служба охраны, отсутствие которой может скомпрометировать саму идею создания парка.

Р. В. Камелин (Ленинград) прочел лекцию «Принципы отбора видов растений, подлежащих охране для включения в Красную Книгу флоры СССР». В настоящее время уже имеется достаточно обширный, но все же неполный список видов растений, нуждающихся в охране. (Красная Книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 1975 г.).

При составлении этого списка были отобраны виды, охрана которых необходима по всему их ареалу. Особое внимание было уделено узкоэндемичным видам. В целом же по Советскому Союзу в охране нуждается около 4 тысяч видов, что составляет $^1/_5$ часть видового состава флоры СССР. Охраны требуют локально эндемичные виды (с потенциально уязвимыми ареалами), виды с вторично дизъюнктивными ареалами, виды с нарушенными участками ареалов.

Работа по выявлению видов для внесения их в список была осложнена недостаточным представлением о численности популяций видов, их жизнеспособности и конкурентоспособности, возобновляемости, расселении и пр. Кроме того, многие редкие виды весьма слабо изучены в систематическом отношении и статус их неясен. Поскольку быстрая организация и одновременная охрана всех нуждающихся в охране видов нереальна, следует ее организовывать поэтапно.

Докладчик изложил основные принципиальные положения и критерии, которые необходимо учитывать при отборе видов для охраны: 1) общегосударственное значение объекта (виды с потенциально уязвимыми ареалами, виды с вторично дизъюнктивными ареалами); 2) особая научная ценность объекта (эндемичные виды); некоторым из них угрожает уничтожение или их ареалы крайне незначительны (точечные); 3) особая хозяйственная ценность объекта; предпочтение отдается видам, реальная и потенциальная возможность угрозы исчезновения которых уже ранее установлена; 4) красивоцветущие (декоративные) и лекарственные растения и т. д. В результате строгого отбора во всесоюзный список видов растений, нуждающихся в охране, было включено 683 вида. Каждый вид отнесен к одной из четырех категорий, предложенных МСОП. Эти же принципы будут положены в основу при составлении второго издания «Красной Книги» (общесоюзный список дикорастущих видов флоры СССР, нуждающихся в охране).

К этой же серии обзорных выступлений относилось также сообщение **Л. В. Денисовой** (Москва) «О ботанической изученности охраняемых территорий», в котором были подытожены статистические материалы, полученные Центральной лабораторией охраны природы Министерства сельского хозяйства СССР по проводимым в заповедниках ботаническим исследованиям. Эти данные показали, что в работе многих заповедников ботаническая тематика находит слабое отражение, недостаточно публикаций ботанических работ природоохранного характера и очень мало проведено исследований по охране редких и исчезающих видов.

Целью посещения НП «Гауя» было знакомство с природой парка, его функционированием и постановкой работы в нем. Латвийские ботаники хотели не только показать участникам школы достопримечательные ландшафты своего НП, но и обсудить начальные этапы ботанических исследований на его территории.

В Центральной усадьбе НП г. Сигулде участников школы встретили и тепло приветствовали председатель Райисполкома г. Сигулды А. П. Скрипа и директор Национального парка Г. В. Скриба. Последний рассказал о создании парка, его структуре, задачах, финансировании, деятельности и т. д. Много интересных подробностей выяснилось в ходе развернувшейся после выступления директора беседы.

Целью организации НП явилась срочная необходимость охраны уникальных природных комплексов не только по долине р. Гауя, но и значительной части ее бассейна на участке Валмиера—Сигулда, являющемся излюбленным местом отдыха трудящихся не только Латвии, но и всего Советского Союза. В охраняемый комплекс НП входят ландшафты речных долин, покрытые лесом, и водораздельные участки с полянами, сенокосами, пастбищами, хуторами и небольшими поселками, принадлежащими совхозам и колхозам, а также такие крупные населенные пункты, как Сигулда, Цесис, Валмиера и др. В НП работают лесоводы, биолог, этнограф, климатолог, ландшафтный архитектор и 27 егерей. НП находится в ведении Министерства лесного хозяйства ЛатвССР; все лесохозяйственные работы в нем подчинены требованиям охраны природы. Одно лесничество — Сигулдское — целиком принадлежит НП, другие леса пока еще не вошли в состав НП, но администрация НП и его научные сотрудники строго следят за соблюдением в них всех правил ведения лесного хозяйства. В будущем все леса Государственного лесного фонда должны быть переданы в НП. Точно так же под неустанным контролем НП находится и ведение хозяйства в совхозах и колхозах, расположенных на территории парка. В настоящее время в НП проведено лесоустройство всех лесов, отбиты в натуре и закреплены эмблемой парка его границы, спланированы и частично построены дороги, выделены специальные автостоянки, отмечены в натуре места палаточных городков на берегах р. Гауя с указанием мест для купания, хранения лодок и т. д., организована ферма для содержания верховых лошадей, предназначенных для прогулок верхом, ведутся исследования и работы по созданию специальных экскурсионных троп. В организации НП и опеке над ним принимает участие вся республика, что отражается, например, даже на бюджете парка, который состоит из 42 тыс. руб. государственного финансирования и 200 тыс. руб. добровольных взносов различных учреждений.

Научное руководство всей работой НП осуществляет Институт лесохозяйственных проблем ЛатвССР при участии на добровольных началах сотрудников Института биологии АН ЛатвССР и Латвийского государственного университета им. П. Стучки.

Более подробно о задачах парка рассказала **А. Ж. Меллума** (Рига) в сообщении «Функциональное зонирование НП „Гауя" как основа организации охраны флоры и растительности». Эта работа проведена Институтом лесохозяйственных проблем. Вся территория НП разделена на несколько функциональных зон.

1. Охраняемая зона, включающая: а) четыре абсолютных резервата лесных придолинных ландшафтов и верховое болото Судас; б) заказники природных ландшафтов, в которых проложены специальные тропы для прохождения туристов и выделены места для ночевок; в) заказники культурных ландшафтов с характерной системой полей, садов, поселков; г) заказники рекреационных ландшафтов.

2. Зона отдыха, включающая: участки экстенсивного и интенсивного отдыха (пляжи, спортивные площадки) и излюбленные места туристов в районе Сигулды, Цесиса и других населенных пунктов; как правило, это парки и лесопарки.

3. Центральные зоны — для ведения хозяйства в соответствии с требованиями рационального использования и охраны природных ресурсов. Они должны стать примером образцового, экологически обоснованного ведения сельского и лесного хозяйства и одновременно охраны природы.

Основным богатством НП является его растительный покров, поэтому главной задачей является его охрана в целом. Более подробно эти проблемы были изложены **Л. В. Табака** и **В. К. Бароныня** (Саласпилс) в докладе «Флора интенсивно используемой рекреационной зоны НП „Гауя" и вопросы охраны ее генофонда» и **Э. Я. Муйжарая, Р. М. Казака** и **В. А. Шубе** (Елгава) «К вопросу об организации ботанических экспозиций в НП „Гауя"». В первом были представлены количественные показатели видового состава интенсивно используемой рекреационной зоны и рассматривались вопросы целесообразности охраны редких и охраняемых видов и их сообществ на этой территории. Авторы второго доклада демонстрировали в натуре ботаническую тропу, проходящую вблизи местообитаний ряда охраняемых и редких видов растений и участков, где предполагается создание демонстрационных коллекций исчезающих и редких видов растений с целью их пересадки в новые места. Оба сообщения вызывали у присутствующих большой интерес, и докладчикам было задано много вопросов. Значительные возражения были высказаны против предполагаемого перенесения для показа на экскурсионную тропу редких и охраняемых видов растений и против проекта создания их коллекционного питомника на одном из водораздельных участков. Такой питомник, по мнению присутствующих, является аналогом микроботанического сада, что несовместимо с идеей показа природы в НП и явится для него только обузой. Однако авторы этих проектов остались при своем мнении.

Ряд сообщений был посвящен вопросам исследования и функционирования охраняемых территорий в других районах СССР: о создании уникального НП на Северном Урале рассказали **В. П. Гладков** (Сыктывкар) — «Принципы выделения оценки, заповедования территории и определения устойчивости геокомплексов природного парка Коми АССР» и **Н. И. Непомилуева** (Сыктывкар) — «Охрана флоры и растительности природного парка Коми АССР». Эти доклады, иллюстрированные прекрасными диапозитивами, вызвали большой интерес и вместе с тем и сожаление, так как НП, утвержденный Советом Министров Коми АССР, до сих пор не получил утверждения в Совете Министров РСФСР. **С. М. Стойко** (Львов) сделал доклад «Природохозяйственное устройство и зонирование заповедников (на примере Карпатского заповедника)». **К. В. Балявичюс** (Вильнюс) доложил о Литовском НП — его зонировании и охране природы. **Р. Ю. Балявичене, Ж. Лаздаускайте** рассказали об охране растительности в НП Литовской ССР. Таким образом, перед слушателями были продемонстрированы 2 типа национальных парков: НП Коми АССР, охватывающий почти не затронутые хозяйственной деятельностью районы Северного Урала, наиболее близкий по своим характеристикам к классическим национальным паркам Северной Америки; и национальные парки Латвии и Литвы, расположенные в урбанизированных районах в подзоне смешанных лесов с явно вторичными древостоями и большим удельным весом антропогенных сельских ландшафтов.

О работах по охране флоры и растительности в пределах определенных регионов сообщили в докладах **Н. П. Ронконен** и **К. Андреев** (Петрозаводск) — «Растительность Карелии и меры по организации ее охраны»; **Е. Г. Гущина** (Рязань) — «Редкие и исчезающие виды растений рязанской лесостепи и перспективы их охраны»; **Г. И. Варлыгина** (Москва) — «О заказниках Московской области»; **Г. А. Куликова** (Москва) — «О выявлении ботанических объектов, нуждающихся в охране в Московской области». Последние два сообщения интересны тем, что в них показана роль студенческих дружин не только биологических, но и других факультетов МГУ, проводивших под руководством Ботанического сада МГУ большую поисковую работу по выявлению уникальных местообитаний редких видов растений.

Специальное заседание было посвящено научно-методическим принципам охраны флоры и растительности. Латвийские коллеги рассказали о своих исследованиях в этом направлении: **И. Я. Лиепа** — «Новые методы количественной экологии для определения эффекта воздействия внешних факторов на биогеоценоз»; **А. М. Мауринь, В. А. Балодис и В. И. Михайлова** — «Методический подход к выявлению качественно новых тенденций в динамике биоэкологической системы»; **К. К. Раман** — «Новый методический подход к эколого-прогностической оценке лесных биогеоценозов рекреационного значения».

Основные положения сугубо теоретических докладов И. Я. Лиепы и А. М. Мауриня с сотрудниками оказались наиболее трудными для слушателей. И. Я. Лиепа дал представление о стратегии исследований многокомплексных и многоцелевых биологических и экологических систем, подчеркнув, что при исследовании таких систем неизбежно придется искусственно сокращать число изучаемых факторов, но вместе с тем из-за невозможности в эксперименте иметь константный фон методически неверно ставить эксперимент по единичному фактору.

Реализация этих новых методических идей успешно осуществляется на кафедре ботаники Латвийского государственного университета, о чем свидетельствует доклад А. М. Мауриня с сотрудниками. В сообщении был затронут вопрос прогнозирования изменений экологических систем под влиянием антропогенных факторов. Основные положения этих докладов были подтверждены конкретными примерами в сообщениях содокладчиков А. М. Мауриня, В. А. Балодиса, К. К. Рамана, а также И. В. Эмсиса. Последний рассказал об экспериментальном подходе к изучению толерантности травяно-мохового покрова леса к рекреационным нагрузкам. Близким по содержанию было сообщение **В. П. Чижовой** (Москва) «Методика определения предельных нагрузок в различных зонах национальных парков». Во всех этих докладах, особенно в лекциях И. Я. Лиепы и А. М. Мауриня с сотрудниками, проводилась мысль, что для успехов природоохранных исследований ботаникам необходимо более глубокое знакомство с положениями количественной экологии и принципами математического моделирования. **А. В. Звиргзд** (Саласпилс) рассказал об интегральных методах оценки динамики охраняемых древесных растений, основанных на изучении состояния и распределения хвои. Это сообщение, иллюстрированное схемами и рисунками, вызвало оживленные прения. Также с интересом было прослушано сообщение **А. С. Карпенко** (Ленинград) «Методы картографирования охраны ботанических объектов (на примере составления карты Нечерноземья)». Автор демонстрировала легенду к карте, в которой были отражены все категории охраняемых административными актами ботанических объектов на территории европейской части РСФСР, на фоне контуров геоботанической карты, интерпретированных также в природоохранном направлении.

Остальные сообщения касались вопросов режимов (способов) охраны: **С. А. Дыренков** (Ленинград). «Участки с абсолютно заповедным режимом (цель, выделение, режим охраны, научная проблематика)»; **Л. П. Николаева** (Кишинев). «Некоторые вопросы режима охраны заповедных ботанических объектов на территориях с интенсивным ведением хозяйства»; **Р. Л. Янкевичене** (Вильнюс). «Первые итоги разработки системы охраняемых мер растительности и вопросы охраны редких лесных фитоценозов»; **А. А. Лекавичюс** (Вильнюс). «Некоторые методические вопросы изучения флоры и растительности на охраняемых территориях и разработка режимов охраны травяных фитоценозов»; **Л. Р. Лаасимер** (Тарту). «Вопросы разработки режимов охраны и восстановления редких растительных сообществ»; **А. М. Семенова-Тян-Шанская** (Ленинград). «Режимы охраны травяных сообществ».

Эти сообщения показали, что и охрана видов, и охрана сообществ требуют очень серьезного и внимательного подхода к сохранению их местообитаний и к соблюдению режимов использования. Особенно это касается таких объектов, как травяные сообщества, или альвары, которые в течение всей истории своего существования подвергались или воздействию травоядных животных, или покосу. Абсолютно заповедный режим, вводимый для их охраны, нарушает сбалансированность этих экосистем и способствует появлению сукцессий, под влиянием которых охраняемые сообщества теряют свои черты. По поводу этих соображений возникли оживленные прения.

В сообщении **Г. Т. Абеле** (Рига) «Инвентаризация редких видов в Латвийской ССР» было показано огромное значение пропаганды идей охраны природы среди всех слоев населения республики, с помощью которых кафедра ботаники Латвийского государственного университета совместно с ботаниками Института биологии АН ЛатвССР следит за состоянием и охраной редких и исчезающих растений на территории Латвии.

Два последних сообщения **И. Г. Левичева** (Чаткальский заповедник) «Понятие „редкий вид“ применительно к малым территориям и некоторые предложения по охране редких видов» и **А. М. Краснитского** (Центрально-Черноземный заповедник) «Принципы охраны флоры и растительности в заповедниках» касались основных положений системы понятий, определяющих охраняемые объекты, и перекликались с некоторыми положениями, высказанными в лекциях Я. Х. Эйларта и Р. В. Камелина.

По всем вопросам, затронутым на занятиях школы, и во время демонстрации слайдов развернулись оживленные дискуссии. Материалы школы решено было подготовить к печати, и Институт биологии АН ЛатвССР взял на себя их публикацию в 1978 г. Участники школы выразили благодарность Институту биологии АН ЛатвССР, отметив, что организация ее была очень хорошей, своевременной и полезной, и направили Научному совету АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» памятную записку, в которой нашли отражение все поднятые на занятиях школы вопросы.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологии АН Латвийской ССР,
пос. Саласпилс.

Получено 23 I 1978.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.3 : 582.5/.9

Nettancourt D. de. Incompatibility in Angiosperms. Berlin, Springer — Werlag, 1977: I—XIV, 1—230. (Monographs on theoretical and applied Genetics. Vol. 3). DM 56. (**Неттанкур Д. де.** Несовместимость у покрытосеменных. Монография по теоретической и прикладной генетике. Т. 3, 1977)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Генетическая несовместимость, делающая невозможными определенные варианты скрещиваний растений, привлекает внимание исследователей еще со времен И. Кёльрейтера, а поиски способов преодоления несовместимости составляют одну из важных практических задач генетиков и селекционеров. Этим обусловлено значение монографии Д. де Неттанкура, в которой сведены совреме́нные данные, касающиеся физиологического, биохимического, ультраструктурного, цитологического, генетического и эволюционного аспектов явлений самонесовместимости и межвидовой несовместимости у покрытосеменных.

Бо́льшая часть книги (четыре первые главы целиком и в значительной степени шестая) отведена самонесовместимости, определяемой вслед за А. Лундквистом как неспособность фертильного гермафродитного растения образовывать зиготы после самоопыления.

В первой главе (с. 1—27) охарактеризованы основные особенности самонесовместимости и предложена классификация ее систем (она очень наглядно представлена на остроумной схеме, помещенной на с. 14). Здесь же дан обзор распространения явления самонесовместимости по семействам цветковых растений и обсуждена проблема ее эволюции, причем самонесовместимость рассматривается как первичный механизм, обеспечивающий аутбридинг. В конце главы приведена хронологическая таблица раннего периода изучения вопроса.

Вторая глава (с. 28—57) посвящена генетическим основам различных систем самонесовместимости. Этот аспект проблемы особенно важен потому, что один ген (или в некоторых случаях — несколько генов) контролирует не только способ размножения особи — носителя гена, но по существу всю генетическую структуру целой популяции. В связи с этим дается объяснение широкого распространения самоопыления у покрытосеменных.

В третьей главе (с. 58—99) рассмотрены морфологические и биохимические процессы, благодаря которым реализуется генетически обусловленная самонесовместимость. На основе анализа типов самонесовместимости (гетероморфная, гомоморфная спорофитная и гомоморфная гаметофитная) сформулирована общая теория ее механизма, представленная на четкой схеме (с. 97).

Явления самонесовместимости подвержены изменчивости, вызываемой как физиологическими, так и генетическими факторами (включая возникновение новых аллелей). Об этих процессах речь идет в главе четвертой (с. 100—140).

Пятая глава (с. 141—180) отведена межвидовой несовместимости. Это понятие объединяет все те процессы, которые препятствуют образованию гибридной зиготы, комбинирующей геномы двух различных фертильных видов или экотипов, несмотря на имевшее место опыление чужеродной пыльцой. В то время как несовместимость ограничивает возможность инбридинга, межвидовая несовместимость как бы проводит верхнюю границу аутбридинга и тем самым панмиксиса. Здесь охарактеризованы разные типы несовместимости, описаны ее анатомические картины и подробно разобраны генетические механизмы и биохимические модели. Завершается глава рассмотрением методов преодоления межвидовой несовместимости.

Шестая глава (с. 181—202) посвящена актуальным задачам и перспективам исследований проблемы несовместимости, решением которой занимаются представители ряда фундаментальных и прикладных дисциплин. В области фундаментальных исследований особое внимание уделено генетическим и биохимическим сторонам проблемы, а в области прикладных — селекционным.

В заключение автор обсуждает вопрос об использовании несовместимости как модельной системы в экспериментальных исследованиях и об изучении проблемы in vitro.

Книга снабжена списком литературы (с. 203—222), включающим около 520 названий, и предметным указателем.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 X 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4+58.056

Heinrich Walter. Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). Prinzipien ihrer Gliederung mit Beispielen. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 1976; **Heinrich Walter**. Vegetationszonen und Klima. Die ökologische Gliederung der Biosphäre. Dritte umgearbeitete Auflage. Verlag Eugen Ulmar, Stuttgart, 1977. (**Г. Вальтер.** Экологическая система континентов (биогеосфера), 1976. Растительные зоны и климат. 3-е изд., 1977)

T. A. RABOTNOV. *H. WALTER.* ECOLOGICAL SYSTEM OF CONTINENTS (BIOSPHERE). 1976. VEGETATION ZONES AND CLIMATE. 3 EDITION. 1977

В рецензируемых книгах Г. Вальтера вводные части имеют общий характер. В них автор обосновывает свою систему расчленения биосферы на соподчиненные единицы. Биосфера, по Вальтеру, может быть подразделена на биогидросферу и биогеосферу (биосферу суши). Под биосферой суши он понимает поверхностный слой Земли, населенный организмами, включающий нижнюю часть атмосферы и почву — пронизанный корнями растений верхний слой литосферы. Экология в широком смысле, по Вальтеру, — учение об экосистемах, которое является синтетическим, объединяющим результаты исследований климатологов, почвоведов, геоботаников, зоологов. Эти положения автора нам представляются правильными.

Биогеосфера по климатическим условиям расчленяется на 9 зонобиомов: I — экваториальный, II — тропический с периодом летних дождей, III — субтропический аридный (пустынный климат), IV — с влажным и засушливым летним периодом, V — умеренно теплый (океанический), VI — типично умеренный с коротким морозным периодом (неморальный), VII — засушливо умеренный с холодными зимами (континентальный); VIII — холодно умеренный с прохладным летним периодом (бореальный), IX — арктический, включая антарктический. Зонобиомам свойственны определенные (зональные) почвы и растительность. Между зонобиомами находятся промежуточные образования — зоноэкотоны. Примером их могут быть полупустыня (между зонобиомами III и IV), лесостепь (между VI и VII), лесотундра (между VIII и IX).

Помимо зонобиомов, выделены оробиомы и педобиомы. Оробиомы — горные системы с выраженной вертикальной поясностью; они могут находиться в пределах одного зонобиома, между двумя зонобиомами или в пределах нескольких зонобиомов (например, Урал, Анды). Педобиомам свойственны почвы, отличающиеся от почв зонального типа. По этому признаку Вальтер различает литобиомы (каменистые почвы), псаммобиомы (песчаные почвы), галобиомы (засоленные почвы), гелобиомы (торфяные и заболоченные почвы), гидробиомы (места, покрытые водой), пейнобиомы (почвы, бедные элементами минерального питания растений), амфибиомы (почвы с переменным увлажнением).

Основной единицей крупных экологических систем является биом. Он соответствует конкретному ландшафту и входит в состав зонобиома или оробиома или педобиома. Примером могут быть широколиственные леса Средней Европы — зонобиом VI — или соляная пустыня в штате Юта (США) — галопедобиом. Биомы распадаются на экосистемы. Экосистемы, находящиеся в пределах хорошо отграниченных и гомогенных сообществ, что соответствует биогеоценозам В. Н. Сукачева, Вальтер называет биогеоценонами. Организмы, входящие в состав биогеоценонов, объединяются в три функциональные группы: продуценты, консументы, деструкторы. Отдельные биогеоценоны могут находиться в связи с другими биогеоценонами, образуя их комплексы (системы биогеоценозов, согласно данным советских биогеоценологов).

Положения Вальтера о расчленении биосферы суши безусловно имеют значительный интерес. Целесообразно, однако, сделать несколько замечаний об используемых им терминах. Представляется спорным определение биосферы суши как биогеосферы. «Гео» в переводе с греческого означает «Земля», а не суша, и потому биогеосфера — это биосфера всей нашей планеты, а не только биосфера суши. Кроме того, применительно к нашей планете принято говорить об атмосфере, литосфере и т. д. без приставки «гео» и потому В. И. Вернадский применил термин «биосфера», а не «биогеосфера». Кстати, термин «биогеосфера» был использован Н. В. Дылисом в смысле биогеоценотического покрова земного шара (по В. Н. Сукачеву), куда входят как сухопутные, так и водные биогеоценозы. Выделять в пределах биосферы биосферу суши и биосферу водных пространств правомерно, но именовать биосферу суши биогеосферой вряд ли целесообразно.

По Вальтеру, экосистемы состоят из абиотических (климата и почвы) и биотических (растений, животных) компонентов. Однако почва — биокосная система, и ее нельзя относить к абиотическим компонентам, каковым является только косная часть почвы — эдафотоп. Климат же лучше рассматривать как фактор, воздействующий на экосистемы, а не как их компонент. Целесообразнее также среди биотических компонентов экосистем различать не растения и животные, а основные функциональные группы организмов, автотрофы и гетеротрофы. Это по сути дела нашло отражение в выделении Вальтером среди биокомпонентов трех функциональных групп организмов: продуцентов, консументов и деструкторов. Продуценты — автотрофы, а консументы и деструкторы — гетеротрофы. Такое подразделение принято во многих странах. Ученые СССР вместо термина «деструктор» используют термин редуцент, а в странах английского языка применяется термин «decomposer». Нам представляется логичным говорить вместо консументов и деструкторов (редуцентов) о биотрофах и сапротрофах. Это определяется тем, что биотрофы (животные-фитофаги, паразитные грибы, бактерии и др.) не только потребляют органическое вещество живых органов автотрофных растений, но и частично минерализуют его с образованием воды и углекислого газа, а у животных-биотрофов — с образованием, помимо того, других газов и минеральных солей. В процессе жизнедеятельности сапротрофов образуются не только минеральные соли, но и органические вещества, нередко очень стойкие, например гумус почвы. Следовательно, и биотрофы и сапротрофы не только потребляют органическое вещество, создаваемое автотрофами (продуцентами), т. е. проявляют свойства консументов, но и обеспечивают частичную или более полную его минерализацию и, следовательно, являются деструкторами (редуцентами). Нельзя также признать удачным использование Вальтером, а также многими зарубежными биологами термина «herbivore» (травоядный) применительно к животным-консументам. Животные поедают не только травы, но и древесные растения, полукустарники, лишайники, мхи. Лучше поэтому применять термин «фитофаг».

Спорным также представляется трактовка биома как биокосной системы. Обычно под биомами понимается лишь совокупность организмов.

В качестве примеров выделенных единиц биосферы суши в первой книге дано описание биогеоценона — дубравы «Лес на Ворскле» на основе результатов исследований сотрудников Ленинградского государственного университета, опубликованных под редакцией Т. К. Горышиной (1974), и комплекса биогеоценонов песчаной пустыни Кара-Кум на основе работ В. К. Василевской, Н. Т. Нечаевой, М. П. Петрова, Л. Е. Родина и др. Тем самым Вальтер, превосходно владеющий русским языком, весьма эффективно продолжает знакомить западных экологов с результатами работ советских исследователей.

Во второй книге кратко, но очень содержательно охарактеризована зональная растительность земного шара по всем основным зонобиомам. В известной степени это сокращенное изложение монографии Вальтера «Растительность Земного шара», переведенной на русский язык, с внесенными в нее дополнениями, где использованы материалы новых публикаций. Книга хорошо иллюстрирована и представляет большую ценность не только для специалистов — геоботаников и географов, но и для широкого круга читателей. Она переведена на ряд иностранных языков. Ее следует перевести и на русский язык. В этом случае она могла бы быть использована преподавателями школ, студентами и даже учениками старших классов средних школ.

Т. А. Работнов.

Московский
государственный университет.

Получено 4 X 1977.

УДК 019.941 : 002.01 : 632.15

Robert Guderian. Air pollution. Phytotoxicity of acidic gases and its significance in air pollution control. Berlin, Springer, 1977, p. I—VIII, 1—127. (Ecological studies, v. 22). (**Роберт Гудериан.** Загрязнение атмосферного воздуха. Фитотоксичность кислых газов и ее значение для контроля загрязнения воздуха, 1977)

T. A. PARIBOK. *ROBERT GUDERIAN.* AIR POLLUTION. PHYTOTOXICITY OF ACIDIC GASES AND ITS SIGNIFICANCE IN AIR POLLUTION CONTROL. 1977

Три широко распространенных газообразных загрязнителя воздуха — двуокись серы SO_2, фтористый водород HF и хлористый водород HCl — причиняют большой вред растениям в промышленно развитых странах. Они наносят ущерб как природным наземным и водным экосистемам, так и различным отраслям сельскохозяйственного землепользования и лесоводству. Изучение действия этих атмосферных загрязнителей на растения на количественной основе и в зависимости от факторов окружающей среды, физиологического состояния и генетических особенностей растений важно для разработки мер защиты растений в местах их произрастания и для экологического мониторинга флоры и контроля загрязнения атмосферы. Этим вопросам и посвящена книга крупного специалиста Р. Гудериана, известного своими многолетними исследованиями в данной области. В книге, построенной очень четко и логично, представлены собственные исследования автора и критически рассмотрены обширные литературные данные. Она разделена на четыре части, в свою очередь разбитые на разделы и параграфы. В первой части «Материалы и методы» автор излагает три экспериментальных подхода, которые он использовал при изучении действия атмосферных загрязнителей на растения: 1) полевые исследования вблизи источника эмиссий; 2) опыты по фумигации растений в камерах, установленных в полевых условиях; 3) опыты по фумигации растений в климатических камерах, позволяющих контролировать не только газовый состав воздуха, но также температуру, освещение, влажность и минеральное питание.

Влияние атмосферных загрязнителей на растения оценивалось по изменениям в росте, степени повреждения листьев, накоплению биомассы, величине урожая и его качеству, что особенно важно для сельскохозяйственных растений, семенной продукции и др. Кроме того, определялась интенсивность фотосинтеза, накопление S, F и Cl в растениях, проводились электронномикроскопические исследования хлоропластов и т. д. Работа выполнена на большом количестве видов, главным образом культурных, как на травянистых, так и на древесных и кустарниковых. Все исследования сопровождались измерениями содержания SO_2, HF и HCl в воздухе.

Во второй части «Экспериментальный анализ действия газообразных загрязнителей» автор подробно рассматривает их влияние на полезные свойства растений. Прежде всего он разграничивает понятия повреждение (injury), в которое включает все реакции растения на атмосферный загрязнитель, будь то обратимые изменения в метаболизме, опадение листьев или нарушения в росте, и ущерб (damage), охватывающие только такие изменения качеств растения, которые уменьшают его ценность для человека и его использование.

Атмосферные загрязнители влияют на экономическую (величина урожая и его качество, количество и качество пищевых продуктов, кормов, семенной продукции и т. д.), экологическую (участие в поддержании устойчивости экосистемы, нормального водного режима и климата, в защите от ветровой и водной эрозии, от атмосферного и шумового загрязнения) и эстетическую (декоративность в парках и садах) ценность растения.

В этой части представлен большой экспериментальный материал о влиянии концентрации газа и времени экспозиции, непрерывного и прерывистого действия загрязнителя на растение, комбинированного действия газов, приводятся примеры синергизма и аддитивного действия двух газов и т. д.

Важный раздел — влияние внутренних и внешних факторов на чувствительность растений к атмосферным загрязнителям. Среди факторов внешней среды рассматриваются освещение, температура, влажность воздуха и почвы, минеральное питание, а среди внутренних — возраст листа и растения, фазы роста и стадии развития, генетические особенности растения.

Так как устойчивость растений к HCl изучена гораздо меньше, чем устойчивость к SO_2 и HF, большой интерес представляют исследования, выполненные автором. В двух таблицах представлено значительное число видов вечнозеленых и листопадных деревьев, а также сельскохозяйственных и садовых растений, разбитых на три группы по степени чувствительности к этому загрязнителю. Здесь же приведены интересные результаты экологических исследований влияния загрязнителей на растительные сообщества: изменение их видового состава, внутривидовой конкуренции и уменьшение видового разнообразия.

В третьей части книги сравниваются фитотоксические характеристики SO_2, HF и HCl. Вначале автор коротко останавливается на роли S, F и Cl в метаболизме растений, а затем подробно рассматривает следующие вопросы: 1) как велико накопление S, F и Cl в растениях по сравнению с содержанием этих элементов в воздухе; 2) какова зависимость между накоплением загрязнителя в растении и его действием на растение; 3) можно ли по химическому анализу растений на содержание S, F и Cl оценить загрязнение атмосферного воздуха этими элементами?

Весьма полезна классификация действия атмосферного загрязнителя на разные уровни организации растений: 1) на клетку (изменение внутриклеточной среды, влияние на ферменты, метаболиты, клеточные органеллы и др.); 2) на ткань или орган (изменение фотосинтеза, дыхания, транспирации, роста и развития, появление хлорозов и некрозов и пр.); 3) на целое растение (изменения в росте и развитии, снижение устойчивости к различным биотическим и абиотическим факторам и т. д.); 4) на экосистему (изменение видового состава и разнообразия, уменьшение устойчивости системы и способности к саморегуляции и др.). На всех уровнях имеет место накопление загрязнителя в растениях, а в экосистеме еще и в почве, поверхностных и грунтовых водах и в некоторых консументах (например, флуороз животных). Крайним выражением действия загрязнителя является гибель клетки, органа, растения или экосистемы в целом и полная гибель растительности вообще.

В заключительной, четвертой части книги обсуждается использование растений как индикаторов атмосферного загрязнения кислыми газами. Для обнаружения действия SO_2, HF и HCl на растения автор рекомендует четыре подхода: 1) исследование симптомов повреждения растений, как макро-, так и микроскопических; 2) анализ растений на содержание S, F и Cl; биохимические и физиологические исследования; 3) анализ воздуха на содержание SO_2, HF и HCl; 4) использование растений-индикаторов: экспонирование высших и низших растений, в особенности лишайников, по специальным методикам. Он останавливается на применении эпифитных лишайников для индикации загрязнения кислыми газами и приводит карту земли Северный Рейн-Вестфалия, составленную по данным исследования лишайников.

Для того чтобы уменьшить отрицательное действие загрязнителей атмосферного воздуха в различных отраслях сельскохозяйственного землепользования, автор рекомендует правильный подбор и культивирование устойчивых видов и сортов, а также применение минеральных удобрений (особенно N, Ca, K), уменьшающих накопление S, F и Cl в растениях, и рациональное размещение растений на площади, при котором чувствительные виды экранируются и защищаются более устойчивыми.

В заключительной части автор справедливо подчеркивает, что исследования динамики популяций и синэкологические исследования должны сопровождаться изучением влияния загрязнителей атмосферы. При таком подходе в отдельных экосистемах можно обнаружить изменения в межвидовых взаимодействиях и во взаимосвязях между организмами и средой, вызванные атмосферным загрязнением.

Книга Р. Гудериана читается с живым интересом, будит мысль. Она насыщена большим фактическим материалом, хорошо иллюстрирована: в ней 26 таблиц, 40 графиков и фотографий растений, из них 4 цветных, подробный предметный указатель. В конце книги весьма ценная для нашего читателя библиография. Можно думать, что незнание автором русского языка и недостаточная полнота наших исследований в этой области не позволили автору привести работы советских исследователей в списке литературы.

Книга будет полезна широкому кругу ботаников, интересующихся влиянием атмосферных загрязнителей на растения, в особенности экологам и физиологам, а также специалистам смежных областей — растениеводам, лесоводам, агрохимикам, озеленителям. Полезные для себя сведения найдут в ней и работники службы мониторинга.

Т. А. Парибок.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 I 1978.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524.4 : 551.482.4

И. Л. Корелякова. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, «Наукова думка», 1977, 198 с., 61 табл., 8 рис.

A. P. BELAVSKAJA. *I. L. KORELJAKOVA*. VEGETATION OF THE KREMENCHUG RESERVOIR. 1977

Среди монографий, посвященных разным типам растительности или растительному покрову отдельных районов СССР, почти полностью отсутствуют работы по водной растительности. За последние годы, кроме книги Т. Таубаева (1970 г.) по растительности водоемов Средней Азии и небольшой монографии К. К. Зерова (1976 г.) по зарастанию днепровских водохранилищ, в нашей литературе не было ни одной сводки подобного рода. Монография И. Л. Кореляковой, посвященная растительности одного из крупнейших водохранилищ днепровского каскада, дает образец разработки общих теоретических и особенно методических вопросов на примере изучения растительности одного водоема. Уже во «Введении» автор указывает, что им применялись такие новые для гидроботаники методы, как статистическая обработка укосных данных и методы аэрофотосъемки. Автору следовало бы написать специальную главу книги с изложением методики работ на крупном водоеме, особенно по применению аэрофотосъемки.

Глава I «Физико-географические особенности Кременчугского водохранилища» знакомит читателя с природными условиями данного района, а также с районированием водохранилища.

В главе II «Флористические особенности и ценотический состав растительности» автор дает свою классификацию растительности, которая может быть использована и для растительности других водоемов; лаконичная, снабженная количественными показателями характеристика ассоциаций может служить хорошим примером другим авторам для составления своих классификаций.

В главе III «Геоботаническое районирование мелководной зоны и ее зарастание» Корелякова кратко излагает принципы выделения геоботанических участков (всего 38 участков) и дает их подробную характеристику в рамках каждого подрайона (11 подрайонов). Весьма ценным для местных исследований является наличие данных по зарастанию каждого участка и его растительным ресурсам.

Наиболее важной, особенно в методическом плане является глава IV «Растительная продукция». Применение статистической обработки материала позволило впервые подойти к вопросу о количестве укосов, необходимых для получения определенной точности данных. Результаты Кореляковой могут служить первыми ориентирами в разработке этих методических вопросов для разных растительных группировок различных географических районов. Следует особо отметить чрезвычайную компактность и четкость подачи огромного цифрового материала, что, конечно, является результатом трудоемкой работы автора. Переводные коэффициенты Кореляковой (процент гигроскопической влаги, процент органического вещества) с некоторой осторожностью могут быть использованы в соответствующих широтных районах.

Вопросы зарастания водоемов и его прогнозы (глава V) даны автором очень широко как в теоретическом аспекте, так и применительно к режиму уровня данного водоема. Особенно ценным вкладом в практику следует считать рекомендации по хозяйственному использованию каждого подрайона водохранилища, приведенные в последней главе «Значение высшей растительности в жизни водохранилищ и возможности использования растительной продукции в народном хозяйстве».

Монография И. Л. Кореляковой, несмотря на громоздкий цифровой материал и неизбежное однообразие отдельных частей книги (характеристика ассоциаций, описание участков), читается очень легко, так как написана по строго продуманному плану, сжато, хорошим литературным языком. Данная монография — ценный научный вклад не только в гидроботанику, но и в общую геоботанику.

А. П. Белавская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IX 1977.

УДК 019.441 : 002.01 : 581.6 : 581.132

А. Л. Курсанов. Транспорт ассимилятов в растении. М., «Наука». 1976. 1—647 с., 155 рис.

O. V. ZALENSKY, L. A. FILIPPOVA. *A. L. KURSANOV.*

ASSIMILATE TRANSPORT IN PLANT

Недавно вышедшая книга академика А. Л. Курсанова является примером критического рассмотрения и обобщения современных данных о транспорте ассимилятов в растительном организме.

Такое обобщение особенно необходимо в настоящее время, поскольку исследования транспорта ассимилятов на протяжении последнего десятилетия очень интенсивно развиваются в СССР и в других странах. Огромное количество фактических данных о транспорте ассимилятов, накопленных в современной литературе на разных уровнях организации растительных организмов (молекулярном, ультраструктурном, тканевом, организменном) и во многих аспектах этой проблемы (метаболитическом, энергетическом), настоятельно требовало вдумчивого анализа и обобщения. Между тем последняя отечественная сводка о транспорте ассимилятов в растениях была опубликована М. В. Афанасьевой более 20 лет назад, поэтому выход в свет монографии Курсанова является весьма своевременным и актуальным.

Книга состоит из 3 частей, включающих в себя 7 глав, а также предисловия и общего заключения. Первая часть посвящена транспорту ассимилятов в листовой пластинке, вторая — флоэмному транспорту и третья — распределению ассимилятов в растении. Таким образом, рассматривая проблему транспорта, автор охватывает все ее ключевые аспекты, начиная с первых этапов передвижения ассимилятов из хлоропластов фотосинтезирующей клетки листа и кончая их отложением в потребляющих и запасающих тканях и органах.

Такой план книги позволяет автору дать анализ весьма важной проблемы координации метаболических процессов в растительном организме, взятом как целое.

Рассмотрим теперь более подробно содержание рецензируемой книги. Первая ее часть, посвященная транспорту ассимилятов в фотосинтезирующей клетке и в листе, состоит из двух глав. В первой из них, где хлоропласты рассматриваются как «датчики ассимилятов» для всех последующих этапов транспорта, приведен ряд весьма интересных вычислений автора, сделанных на основании анализа многих литературных источников. Эти данные касаются числа хлоропластов в клетке, их объема и поверхности, интенсивности образования ассимилятов и скорости трансмембранного переноса. Так, например, число хлоропластов в 1 см^2 листовой поверхности составляет 40 млн., причем каждый хлоропласт образует за 10-часовой период фотосинтеза количество ассимилятов примерно такое же или даже большее, чем его собственный вес.

Приведены электронномикроскопические фотографии хлоропластов, показывающие различные детали их тонкого строения.

Особое внимание автор уделяет рассмотрению форм метаболитов, способных проникать через мембрану хлоропластов. Здесь же уделено внимание дискуссионным вопросам, касающимся транспорта гексоз, сахарозы, нуклеотидов и белков. При этом критически оценена степень изученности каждого из этих вопросов и намечены пути их дальнейшего исследования.

В результате Курсанов рисует общую картину сложных динамических явлений, сопровождающих выход ассимилятов из хлоропластов (изменение их объема, динамика движения, выход воды, катионов и др.). Он подчеркивает, что вопрос о факторах, определяющих распределение ассимилятов на транспорт и на нужды самой клетки, еще мало исследован.

Следующая глава о паренхимном транспорте является очень подробным рассмотрением двух возможных механизмов транспорта ассимилятов в листе, а именно — передвижения ассимилятов через плазмодесмы и по свободному пространству. Автор дает детальный анализ структурных особенностей плазмодесм, метаболитических превращений и энергетики симпластного транспорта. Еще более подробно рассматривается транспорт веществ по свободному пространству — здесь разобраны не только превращения углеводов, но также аминокислот и белков. В этих разделах книги приводится много экспериментальных данных, полученных автором и его сотрудниками; их вклад в исследование роли свободного пространства в транспорте ассимилятов, как известно, весьма значителен.

В результате этих исследований, показавших, что симпластный транспорт связан с затратой энергии, необходимой для преодоления сопротивления плазмодесм, автор приходит к заключению, что симпластный транспорт не может рассматриваться как единственный способ передвижения ассимилятов. Вероятно, оба типа транспорта ассимилятов осуществляются в листовой пластинке. При этом у одних видов преобладает симпластный путь, а у других — апопластный. В этой главе рассмотрена также и физиологическая роль специфических передаточных клеток, через которые происходит передвижение ассимилятов из паренхимных клеток к клеткам флоэмы. На этом участке передвижение ассимилятов идет против градиента концентрации и поэтому нуждается в затрате энергии. В результате в верхних флоэмных окончаниях создается высокая концентрация передвигающихся веществ.

Следующим этапом транспорта является их передвижение по флоэме, анализу которого посвящена вторая часть книги.

Основное внимание в ней уделяется вопросу о том, какой же механизм транспорта по флоэме обеспечивает столь высокую скорость передвижения ассимилятов на далекое расстояние. Рассмотрение всего материала дается на фоне дискуссии между сторонниками пассивного и активного транспорта веществ. Для решения этого вопроса были привлечены многочисленные данные, полученные в последние 15—20 лет, об ультраструктуре ситовидных трубок и прилегающих к ним клеток. Однако, как оказалось, на современном уровне эти данные еще не могут быть решающими аргументами, подтверждающими гипотезу перетекания растворов или гипотезу о метаболитическом транспорте. Для дальнейшего решения этого вопроса крайне необходимы исследования биохимии и физиологии флоэмного транспорта, которые и описываются в следующих двух главах книги.

В биохимии флоэмного транспорта рассматриваются транспортные формы сахаров, структурные полисахариды, в числе которых особенно важную роль играет каллоза, многочисленные азотсодержащие соединения, а также кофакторы и регуляторы процессов метаболизма в ситовидных трубках и лептоме. Автор приходит к выводу, что, несмотря на редукцию ряда клеточных структур, ситовидные элементы флоэмы осуществляют многообразные метаболитические реакции. Высокое содержание АТФ в этих клетках свидетельствует о протекании в них процессов, идущих с преобразованием энергии. С другой стороны, в них подавлены такие реакции метаболизма, которые могли бы привести к распаду сахарозы, являющейся основным транспортным углеводом. Эти биохимические превращения определяют собой многие физиологические особенности флоэмного транспорта, который ориентирован в сторону потребляющих органов и тканей.

К ним прежде всего относится интенсивное дыхание. Как дыхание (и, следовательно, энергетический обмен), так и скорость транспорта веществ по флоэме оказываются сильно зависящими от температуры и ряда других факторов. Все это свидетельствует о том, что флоэмный транспорт очень тесно связан с энергетическим обменом и метаболизмом проводящих тканей.

В этой области автор предлагает ряд увлекательных идей, например возможность существования «силовых подстанций», ускоряющих транспорт ассимилятов в зонах проводящей системы, где возникают наибольшие сопротивления движению растворов. Очень интересным для дальнейших исследований является вопрос о возможной роли контрактильных белков во флоэмном транспорте.

От конкретного анализа особенностей структуры, биохимических реакций и физиологических процессов в системе лист-стебель в третьей части книги автор переходит к общим закономерностям распределения ассимилятов в растении. В этой области особенно важными представляются донор-акцепторные взаимоотношения, т. е. взаимоотношения, складывающиеся у разных растений между производящими и потребляющими органами и тканями. Действительно, транспорт ассимилятов и его скорость в значительной степени определяются «запросом» потребляющих тканей, хотя механизм такого запроса пока остается неясным.

Распределение ассимилятов в растении оказывается весьма разнообразным, регулируется процессами морфогенеза и изменяется в онтогенезе растений. В результате происходит перераспределение ассимилятов в растении. Подчеркивая широкую возможность переориентации транспортных процессов в онтогенезе, автор рассматривает и ряд факторов, ограничивающих эти возможности.

Помимо распределения ассимилятов, связанного с взаимоотношениями производящих и потребляющих органов, оно определяется и более сложными закономерностями. Среди них важное место занимает активно разрабатываемая автором и его сотрудниками концепция о круговороте метаболитов в растении, позволившая по-новому поставить вопрос об интеграции физиологических функций в растительном организме. Здесь же специально рассматривается роль накопления продуктов фотосинтеза как эндогенного фактора, регулирующего изменения его интенсивности.

В последней главе на примере сахарного тростника и сахарной свеклы анализируются биохимические и физиологические механизмы отложения сахаров в запасающих тканях и органах, которые отличаются между собой у этих растений. Так, у сахарного тростника поступлению сахарозы в запасающие клетки предшествует ее гидролиз, происходящий в свободном пространстве клеток флоэмы, затем идет ее вторичный синтез в метаболитической зоне цитоплазмы запасающих клеток. В то же время у сахарной свеклы запасание сахарозы в паренхимных клетках корня происходит без предварительного гидролиза. Как известно, эти вопросы имеют, помимо глубокого теоретического интереса, важное практическое значение.

Книга заканчивается общим заключением, в котором автор подчеркивает, что в проблеме транспорта ассимилятов остается еще много нерешенных вопросов. По образному выражению автора, «они напоминают комнаты нового здания, в которые через открытые двери продолжают вносить новые, необходимые вещи. Это делает проблему транспорта ассимилятов особенно увлекательной для дальнейшего исследования». В итоге Курсанов намечает конкретные пути, по которым должны вестись последующие исследования этой интересной проблемы.

Лишь конспективно изложив краткое содержание этой замечательной книги, нам хотелось бы подчеркнуть некоторые ее основные особенности. К ним относится прежде всего великолепно удавшееся Курсанову на примере транспорта ассимилятов критическое, вдумчивое обобщение классических и современных представлений, причинно связывающих между собой в единое целое вопросы морфологии, ультраструктуры, физиологии и биохимии растений. При этом автор уделяет особенное внимание молекулярным и энергетическим аспектам рассматриваемых вопросов. Общая цель Курсанова заключается в стремлении подчеркнуть многообразные и сложные связи между структурными и функциональными явлениями, происходящими в растительных организмах, находящихся на разных уровнях эволюции. В результате книга Курсанова далеко выходит за рамки проблем, связанных только с транспортом ассимилятов. Это — крупное общебиологическое обобщение, имеющее выдающееся значение не только для физиологов и биохимиков растений, но и для ботаников, а также для практиков-растениеводов, работающих в различных областях.

Значительный интерес у ботаников несомненно вызовут разделы книги об особенностях организации флоэмы у отдельных групп растений, представления по поводу эволюции далекого транспорта в растительном мире, вопросы обмена метаболитами при симбиозе и паразитизме. Можно надеяться, что эти разделы книги будут рассмотрены в более специальных рецензиях.

Следует сказать несколько слов о прекрасной манере изложения материала автором. Об этом свидетельствует великолепный язык, простота и вместе с тем вдумчивое, ненавязчивое, но в то же время критическое рассмотрение очень сложных излагаемых в книге проблем.

Таким образом, появление фундаментальной книги Курсанова является ярким событием не только в отечественной, но и в мировой физиологии и биохимии растений. Она несомненно будет переведена на иностранные языки и войдет в золотой фонд классических произведений биологии.

В заключение следует отметить, что книга Курсанова великолепно издана, снабжена очень хорошими указателями и обширными, расположенными по главам списками русской и иностранной литературы.

О. В. Заленский, Л. А. Филиппова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 V 1978.

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 58 (208) (47+57)

О НОВОЙ КОМИССИИ ВБО

ON THE NEW COMMITTEE OF THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY

11 января 1978 г. на заседании Президиума Всесоюзного Ботанического общества, проходившего под председательством академика А. Л. Тахтаджяна и при участии академика Е. М. Лавренко, было принято решение о создании Комиссии по дендроиндикации природных процессов.

Комиссия создана по ходатайству инициативной группы, возглавляемой почетным членом Всесоюзного Географического общества, доктором географических наук, профессором А. В. Шнитниковым (Институт озероведения АН СССР, Ленинград).

22 марта проведено первое организационное заседание Комиссии, на котором председателем Комиссии избран кандидат географических наук Н. В. Ловелиус, ученым секретарем — кандидат биологических наук Е. С. Чавчавадзе.

Рассмотрен и утвержден план работы Комиссии на 1978 г. Предусмотрены разработка теоретических и прикладных задач дендроиндикации для решения проблем локальной, региональной и глобальной экологии, а также исследование методических вопросов сбора и статистической обработки информации по годичным кольцам деревьев.

Целью работы Комиссии является объединение усилий специалистов разных областей знаний, использующих информацию по годичным кольцам для индикации временно́й и пространственной изменчивости природных процессов. В настоящее время имеется возможность силами ленинградских специалистов обеспечить систематизацию и разработку следующих аспектов проблемы дендроиндикации: анатомофизиологического, геоботанического, лесохозяйственного, гляциогеоморфологического и гидрометеорологического.

Комиссия считает целесообразным сотрудничество с Секцией дендрохронологии и дендроклиматологии Научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» АН СССР, возглавляемого академиком АН ЛитССР Л. А. Кайрюкштисом (Институт леса ЛитАН, Каунас) и с Лабораторией дендроклиматохронологии под руководством кандидата сельскохозяйственных наук Т. Т. Битненската.

Работа Комиссии будет более плодотворной, если в ней примут участие специалисты, занимающиеся или интересующиеся этой проблематикой, из различных учреждений и разных городов нашей страны. О желании участвовать в работе Комиссии сообщить по адресу:

197022. Ленинград. Ул. проф. Попова, дом 2. Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР. ВБО, Комиссия по дендроиндикации природных процессов.

Телефон 234-84-39 — Евгения Савельевна Чавчавадзе (ученый секретарь Комиссии).

Комиссия предусматривает обсуждение представленных материалов, разработку программ исследований в этом направлении и консультации.

Заявки на участие в работе конференций принимаются в форме докладов, сообщений или опубликованных статей.

ХРОНИКА

УДК (063) 581.524.4 (58.032+551.41)

I ВСЕСОЮЗНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ВЫСШИМ ВОДНЫМ И ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫМ РАСТЕНИЯМ (БОРОК, ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ., 7—9 IX 1977)

A. P. BELAVSKAJA. THE I ALL-UNION CONFERENCE ON AQUATIC UND LITTORAL PLANTS (BOROK, YAROSLAVL REGION, 7—9 IX 1977)

Исследования водной флоры и растительности, проводимые во многих, большей частью неботанических учреждениях нашей страны, в значительной мере остаются вне поля зрения ботанической общественности. Разобщенность гидроботаников и отсутствие организующего центра являются причиной слабой осведомленности специалистов о работах друг друга. В свете сказанного I Всесоюзная конференция по водным растениям, организованная Институтом биологии внутренних вод АН СССР (Борок, Ярославская обл.), Институтом гидробиологии АН УССР (Киев) и Институтом озероведения АН СССР (Ленинград), приобретает особое значение.

В конференции приняли участие около 100 человек из 55 учреждений нашей страны. Были заслушаны 51 доклад и 20 выступлений.[1] Одновременно работали три секции: 1) флора, систематика, география и охрана водных растений; 2) фитоценология, экология и продукционные процессы; 3) физиология и биохимия водных растений.

Конференцию открыл заместитель директора Института биологии внутренних вод АН СССР **В. А. Экзерцев**, возглавляющий ботанические работы в данном институте. Председатель Оргкомитета конференции **Ш. И. Коган** рассказал о роли водных растений в жизни водоемов и в народном хозяйстве.

На двух пленарных заседаниях были заслушаны доклады, заказанные Оргкомитетом конференции: 1) **И. М. Распопов** (Институт озероведения АН СССР). Макрофиты, высшие водные растения: основные понятия. 2) **Т. Н. Кутова** (Дарвинский государственный заповедник). География водных растений СССР. 3) **А. И. Мережко** (Институт гидробиологии АН УССР). Эколого-физиологические исследования высших водных растений в связи с их ролью в самоочищении водоемов. 4) **И. Л. Корелякова** (Институт гидробиологии АН УССР). Растительность водоемов Украины. 5) **В. М. Катанская** (Институт озероведения АН СССР). Растительность водоемов-охладителей СССР. 6) **А. П. Белавская** (Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР). К методике исследования водной растительности.

В докладах Распопова и Белавской был дан критический обзор существующей терминологии и методов исследования. Отмечена необходимость их унификации и дальнейшей разработки. Корелякова в своем докладе дала полную сводку по растительности большого региона. Катанская обобщила все материалы по растительности водоемов-охладителей СССР. В докладе Кутовой впервые выделены из флоры СССР водные растения (224 вида) и дано их распространение по физико-географическим районам страны.

Доклады, заслушанные на 1-й секции, отличались большим разнообразием тематики: систематика и география рдестов европейской части СССР; карпология рдестов; хорология макрофитов; флоры водных растений отдельных регионов; исторический анализ филогенетических свит водных растений; реликтовые растения и их охрана; биология отдельных видов (ряски и др.).

На 2-й, самой обширной секции были заслушаны доклады, посвященные следующим вопросам: характеристика растительности и ее продукции в отдельных водоемах или районах; ботаническая типология озер; динамика водной растительности в связи с изменениями среды, в частности под влиянием антропогенных факторов; экспериментальное определение первичной продукции макрофитов по фотосинтезу.

Доклады 3-й секции были посвящены ряду проблем: химический состав макрофитов в разных озерах и разных областях; накопление ими отдельных химических элементов или соединений; влияние водной растительности на процессы самоочищения водоемов; фитонцидные свойства водных растений и др.

На заключительном заседании принято решение, в котором отмечены слабые стороны исследований в отечественной гидроботанике: разнобой в применении терминов и понятий; отсутствие единой методики и приборов для исследования водной растительности; слабое развитие эколого-биологических исследований; отсутствие обобщающих сводок по водной растительности СССР и по основным таксонам макрофитов; отсутствие переводов наиболее важных зарубежных монографий по гидроботанике. С целью наиболее успешного развития дальнейших исследований решено создать Координационный центр по гидроботанике на базе Института биологии внутренних вод АН СССР, куда следует высылать дублеты гербария и копии флористических списков. Участники заседания единодушно отметили прекрасную организацию конференции и огромную работу, проведенную для этого ботаниками Борка.

---

[1] Тезисы докладов опубликованы в кн.: Первая Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Борок, Тезисы докладов. Киев, 1977.

А. П. Белавская.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 28 IX 1977.

ОПЕЧАТКИ

в статье Л. И. Савич-Любицкой «Листостебельные мхи восточной Антарктиды»
(Бот. ж., № 2, 1978)

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
273	31 сверху	Е. С. Короткевич	В. С. Короткевич
282	11 снизу	Е. С. Короткевича	В. С. Короткевич
282	12 снизу	извлекал	извлекла
282	13 снизу	Е. С. Короткевич	В. С. Короткевич
288	4 снизу	непочвенных	напочвенных
289	33 сверху	Короткевич Е. С.	Короткевич В. С.

vol. LXIII September, 1978 № 9

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

G. Ya. Zhukova, G. I. Savina. Electron microscopic study of early embryo in *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. (*Orchidaceae*) 1241

A. P. Sokolovskaya, N. S. Probatova. Chromosome numbers of some grasses (*Poaceae*) of the U.S.S.R. flora. II 1247

V. V. Petrovsky, P. G. Zhukova. A cytotaxonomical survey of the monocotyledons of Wrangel island 1258

L. S. Blagodatskikh. Floristical and ecological peculiarities of bryophytes in the ecosystems in the vicinity of the Taimyr biological station 1274

Ju. R. Sheljag-Sosonko, Ja. P. Didukh. Essay of flora and vegetation of the Yalta Mountain Forest State reservation. I. Vegetation 1285

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 1302

V. A. Demyanov. Method of investigation of phytogenic field of arboreous species. (1302).

NEW TAXA 1309

S. I. Genkal, G. V. Kuzmin. New taxa of the genus *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*). (1309). — **I. F. Satzyperova.** New species *Heracleum nanum* Satzyperova (*Apiaceae*) from Ciscaucasic region. (1312).

REPORTS 1321

A. F. Androschuk. Diploid and tetraploid geographical races of *Achillea setacea* Waldst. et Kit. (*Asteraceae*) in the Ukraine. (1321). — **V. Yu. Mandrik, E. A. Mentkovskaya.** Cytoembryological investigation of some populations of *Potentilla erecta* (L.) Hampe in Ukrainian Carpathians (fertilization, development of endosperm and embryo). (1326). — **S. S. Kharkevich.** On the distribution of the arctic species *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. and *Dupontia psilosantha* Rupr. (*Poaceae*) in Kamchatka district. (1334). — **I. F. Udra.** On the rise of *Pinus pumila* (Pall.) Regel (*Pinaceae*) and the formation of its area. (1337). — **V. A. Belova.** Ways of formation of modern flora in intermountain depressions of the Baikal rift zone. (1341). — **E. B. Moteuniené, D. P. Marchiulioniené, N. A. Gudavichiené, L. N. Vorobiov.** Selective absorption of some radionuclides by the cellular compartments of *Charophyta*. (1345). — **E. V. Dmitrieva.** *Pinus pumila* at the Southern boundary of its spreading (taxational-typological characterization). (1352). — **L. I. Malyshev, G. A. Peshkova.** The manual «Flora of Central Siberia» and the work upon it. (1358).

SURVEYS 1364

A. I. Proshkina-Lavrenko, **V. S. Sheshukova-Poretzkaja.** A review of the monographs on diatoms of the U.S.S.R., 1971—1976. (1364).

PROTECTION OF THE WORLD OF PLANTS 1372

A. M. Semenova-Tjan-Shanskaya, L. V. Tabaka. The first All-Union scientific seminar on protection of flora and vegetation. (1372).

REVIEWS 1378

D. V. Lebedev. *Nettancourt D. de* Incompatibility in Angiosperms. (Monographs on theoretical and applied Genetics). Vol. 3, 1977. (1378). — **T. A. Rabotnov.** *H. Walter*. Ecological system of continents (biogeosphere). 1976. Vegetation zones and climate. 3 edition. 1977. (1379). — **T. A. Paribok.** *Robert Guderian*. Air pollution. Phytotoxicity of acidic gases and its significance in air pollution control. 1977. (1381). — **A. P. Belavskaja.** *I. L. Koreljakova*. Vegetation of the Kremenchug reservoir. 1977. (1384). — **O. V. Zalensky, L. A. Filippova.** *A. L. Kursanov*. Transport of assimilators in plant. (1385).

IN THE ALL-UNION BOTANICAL SOCIETY 1389

On the new committee of the All-Union botanical society. (1389).

CHRONICLE 1390

A. P. Belavskaja. The I All-Union conference on aquatic and littoral plants (Borok, Yaroslavl region, 7—9 IX 1977). (1389).

К ст. Г. Я. Жуковой, Г. И. Савиной, стр. 1242

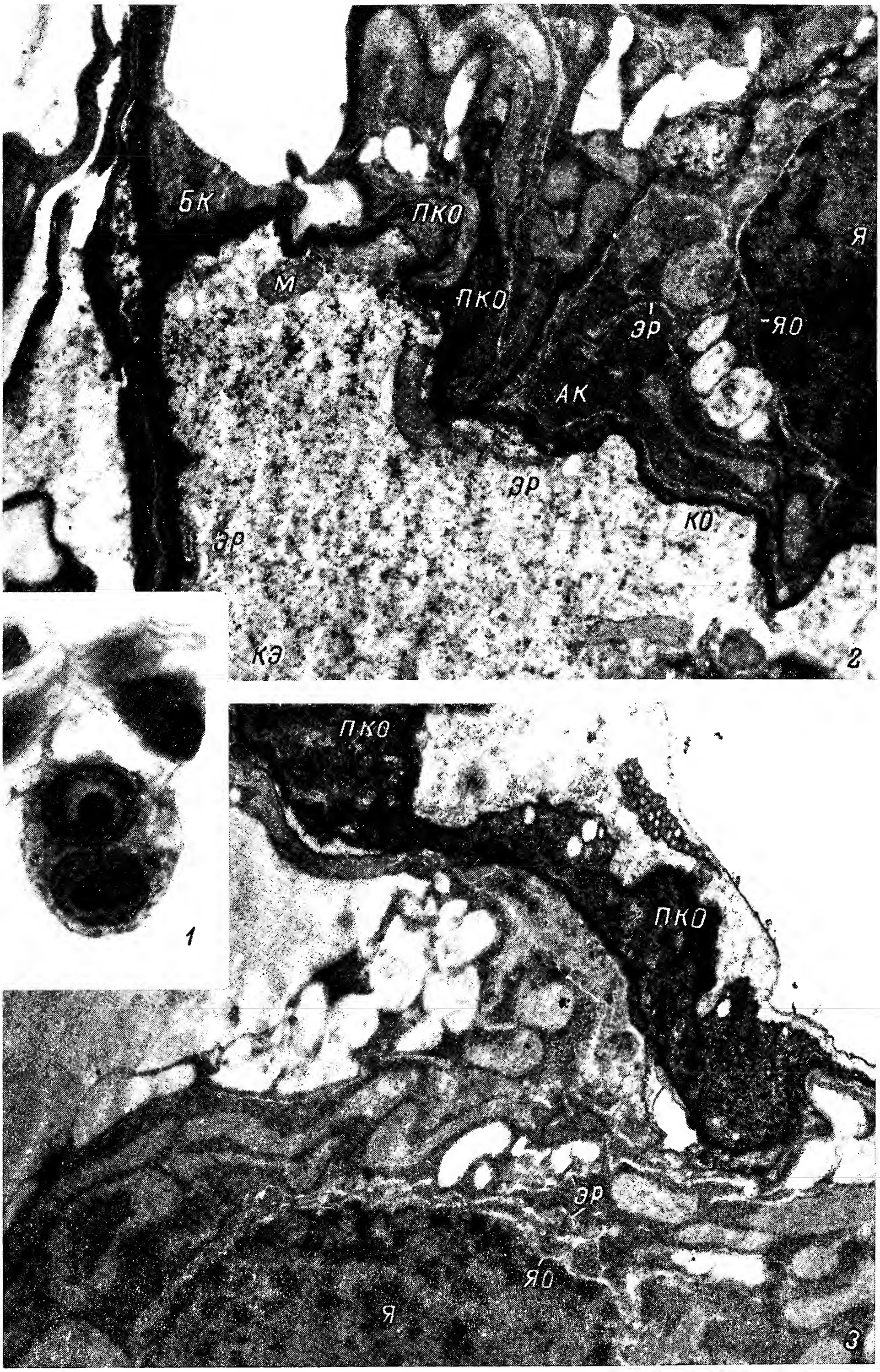


Рис. 1. Двуклеточный зародыш *Epipactis atrorubens*.

1 — общий вид зародыша под световым микроскопом; *2* — фрагменты обеих клеток зародыша, цитоплазмы эндосперма и клеток внутреннего интегумента; *3* — фрагменты базальной клетки зародыша и цитоплазмы эндосперма. Увел.: *1* — 500, *2* — 9400, *3* — 10 700.

я — ядро, *яо* — ядерная оболочка, *ко* — клеточная оболочка, *пко* — протуберанцы клеточной оболочки, *м* — митохондрии, *эр* — эндоплазматический ретикулум, *ак* — апикальная клетка зародыша, *бк* — базальная клетка зародыша, *кэ* — клетка эндосперма.

К стр. 1243

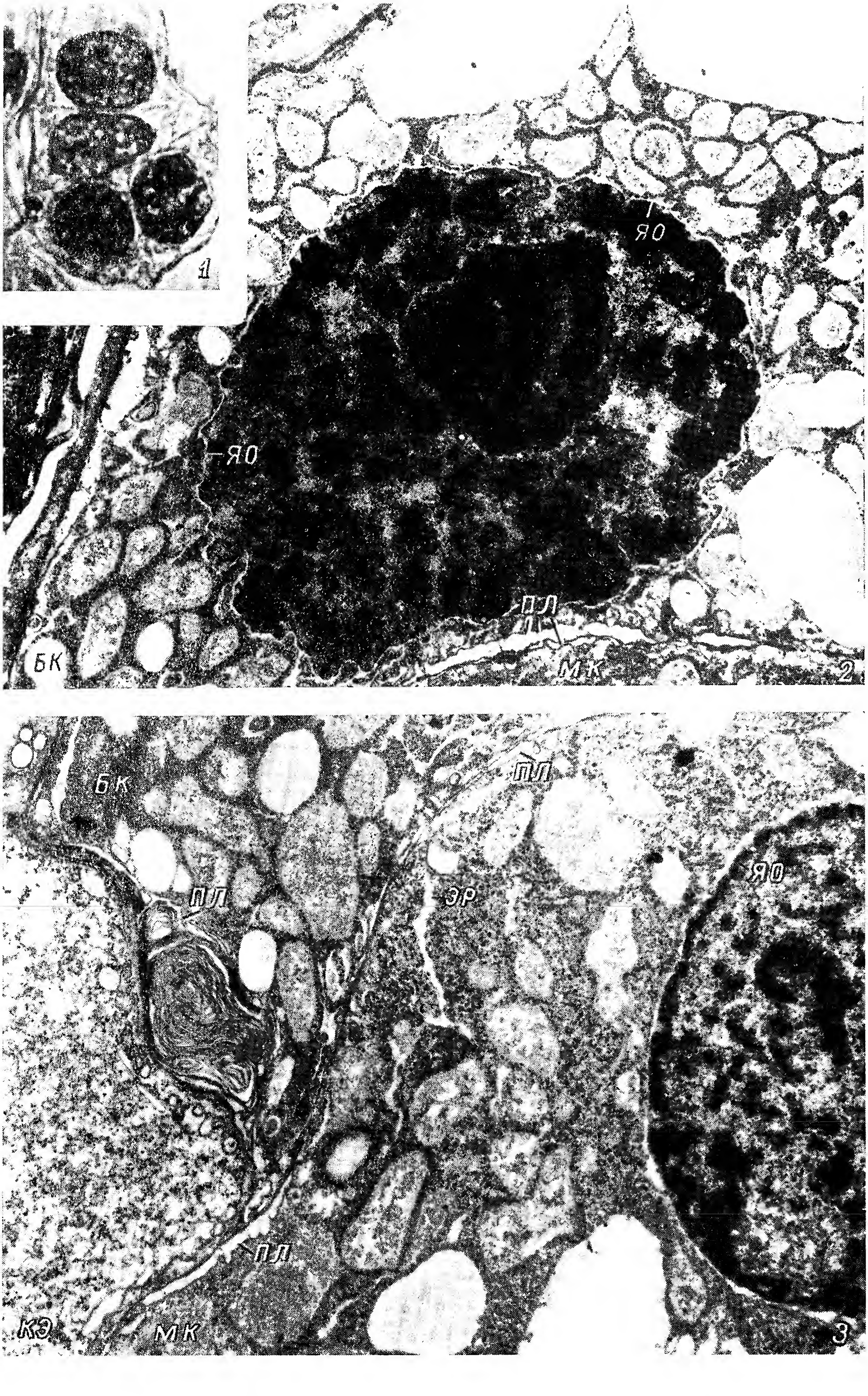


Рис. 2. Четырехклеточный зародыш *Epipactis atrorubens.*

1 — общий вид зародыша под световым микроскопом, *2* — базальная клетка зародыша и фрагмент медианной клетки, *3* — фрагменты базальной и медианной клеток зародыша и цитоплазмы эндосперма. Увел.; *1* — 500, *2* — 8800, *3* — 9000.

пл — плазмалемма, *мк* — медианная клетка зародыша. Остальные обозначения, как на рис. 1.

К стр. 1243

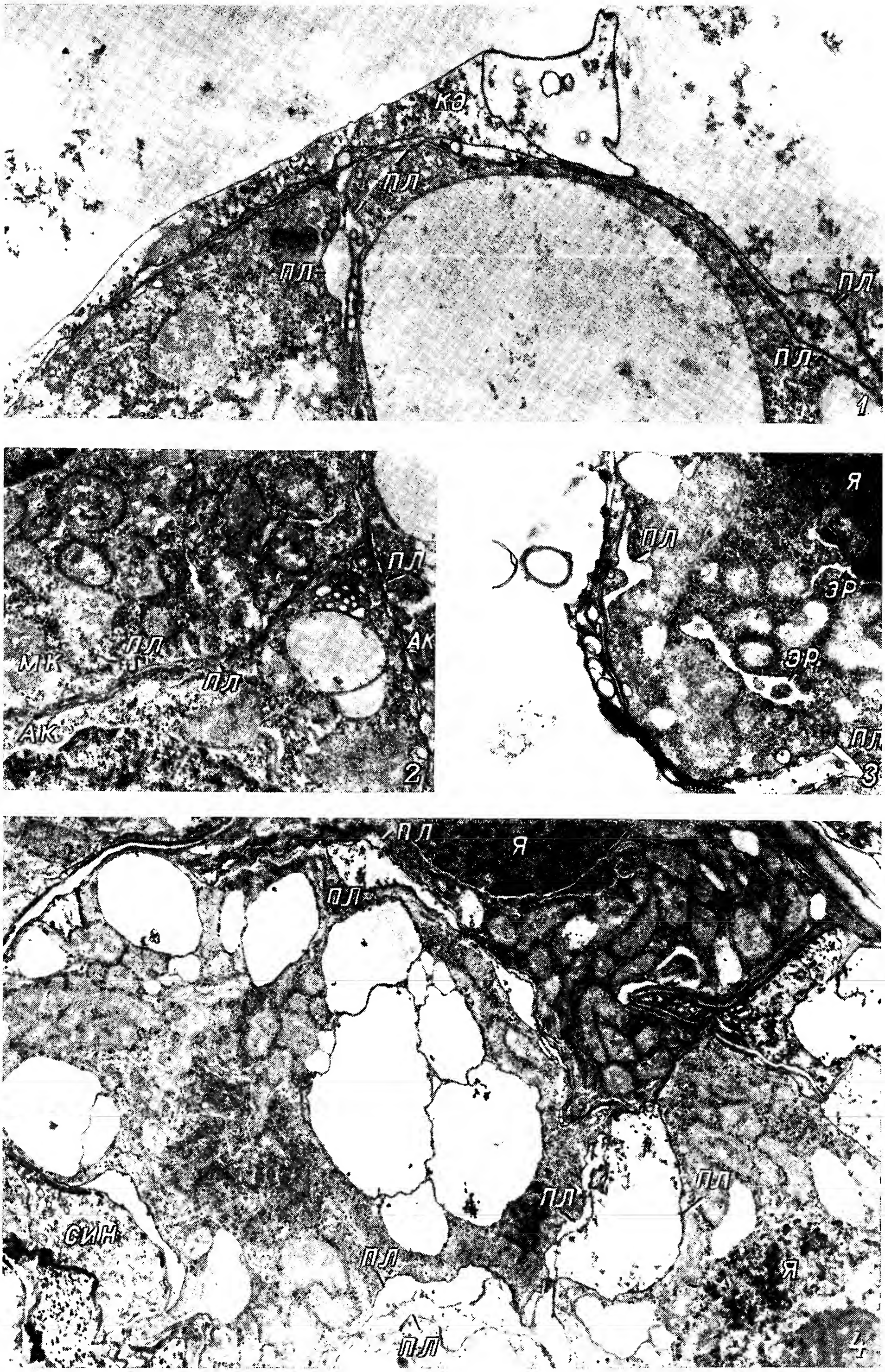


Рис. 3. Четырехклеточный зародыш *Epipactis atrorubens* (*1*, *2*) и многоклеточный зародыш *E. atrorubens* с массой, не превышающей половины зародышевого мешка (*3*, *4*).

1 — фрагменты апикальных клеток, *2* — фрагменты апикальных и медианной клеток, *3* — фрагмент одной из халазальных клеток, *4* — микропилярная часть (на снимке виден фрагмент сохраняющейся синергиды). Увел.: *1* — 7000, *2* — 6000, *3* — 8000, *4* — 6500.
Обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

К стр. 1244

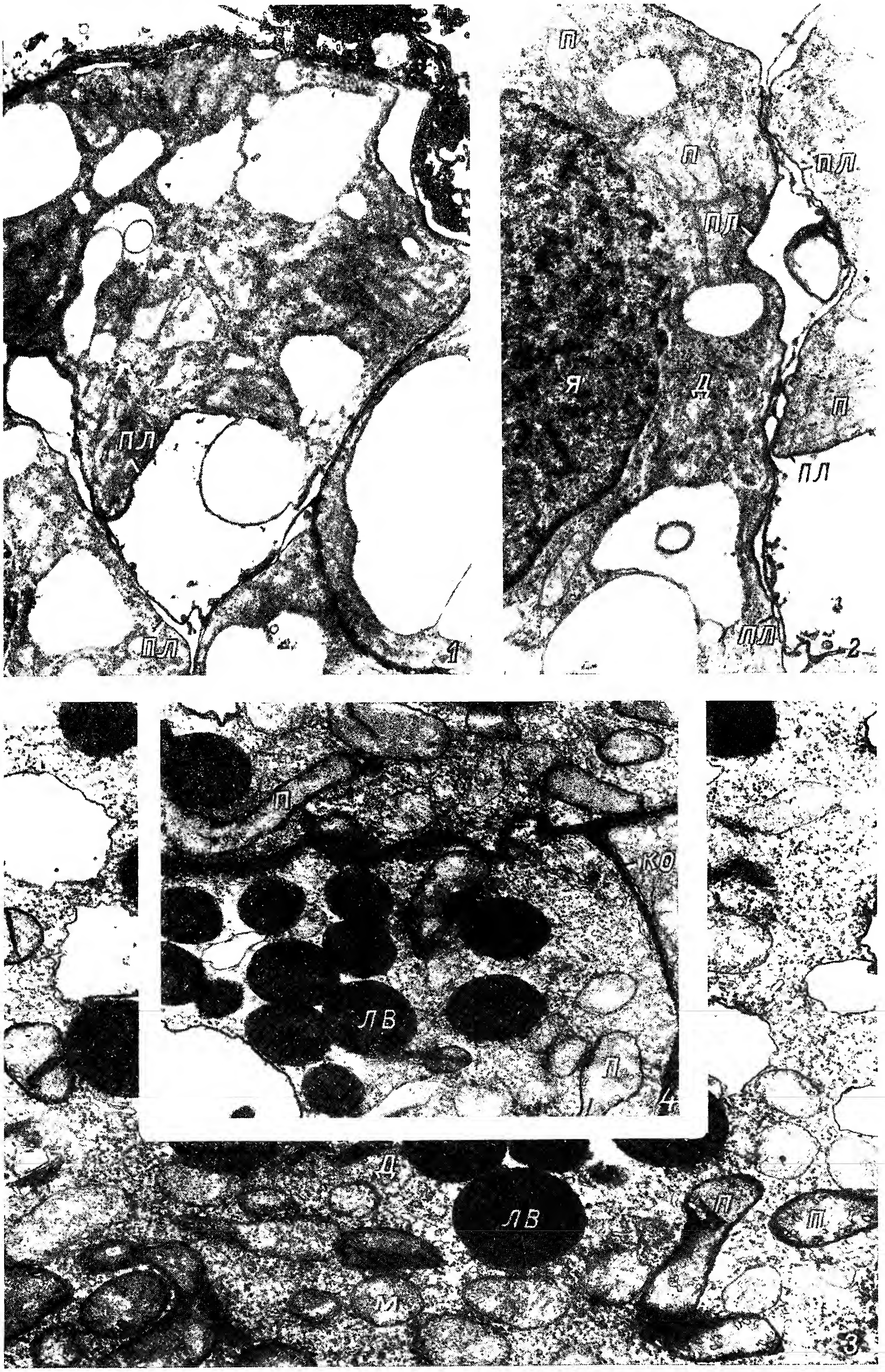


Рис. 4. Многоклеточный зародыш *Epipactis atrorubens.*

1 — фрагменты двух клеток апикальной части зародыша с массой, не превышающей половины зародышевого мешка; в вакуоли эндосперма наблюдается выпадение обильного хлопьевидного осадка; *2* — фрагмент апикальной части того же зародыша; *3*, *4* — фрагменты клеток зародыша, занимающего половину зародышевого мешка. Увел.: *1* — 8500, *2* — 9000, *3* — 13 000, *4* — 9000.
п — пластиды, *д* — диктиосомы, *лв* — липидные включения. Остальные обозначения, как на рис. 1 и 2.

К ст. С. И. Генкала, Г. В. Кузьмина стр. 1309

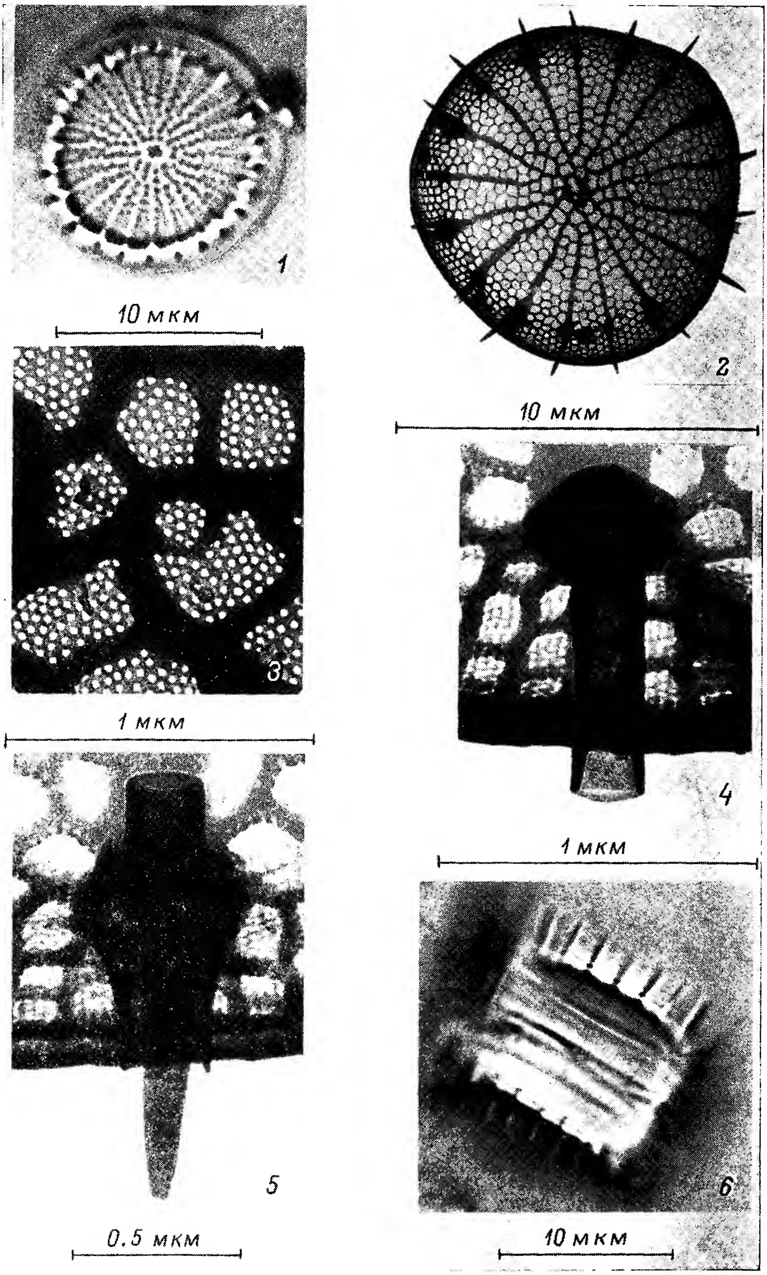


Рис. 1. *Stephanodiscus tenuis* Hust. var. *tener* Genkal et Kuzmin var. nov.

1, *2*— створки; *3* — часть створки с ареолами; *4* — двугубый вырост; *5* — загиб створки с подпертым выростом и шипом; *6* — панцирь с пояска. Рыбинское водохранилище; *1*, *6* — СМ; *2*—*5* — ТЭМ.

К стр. 1310

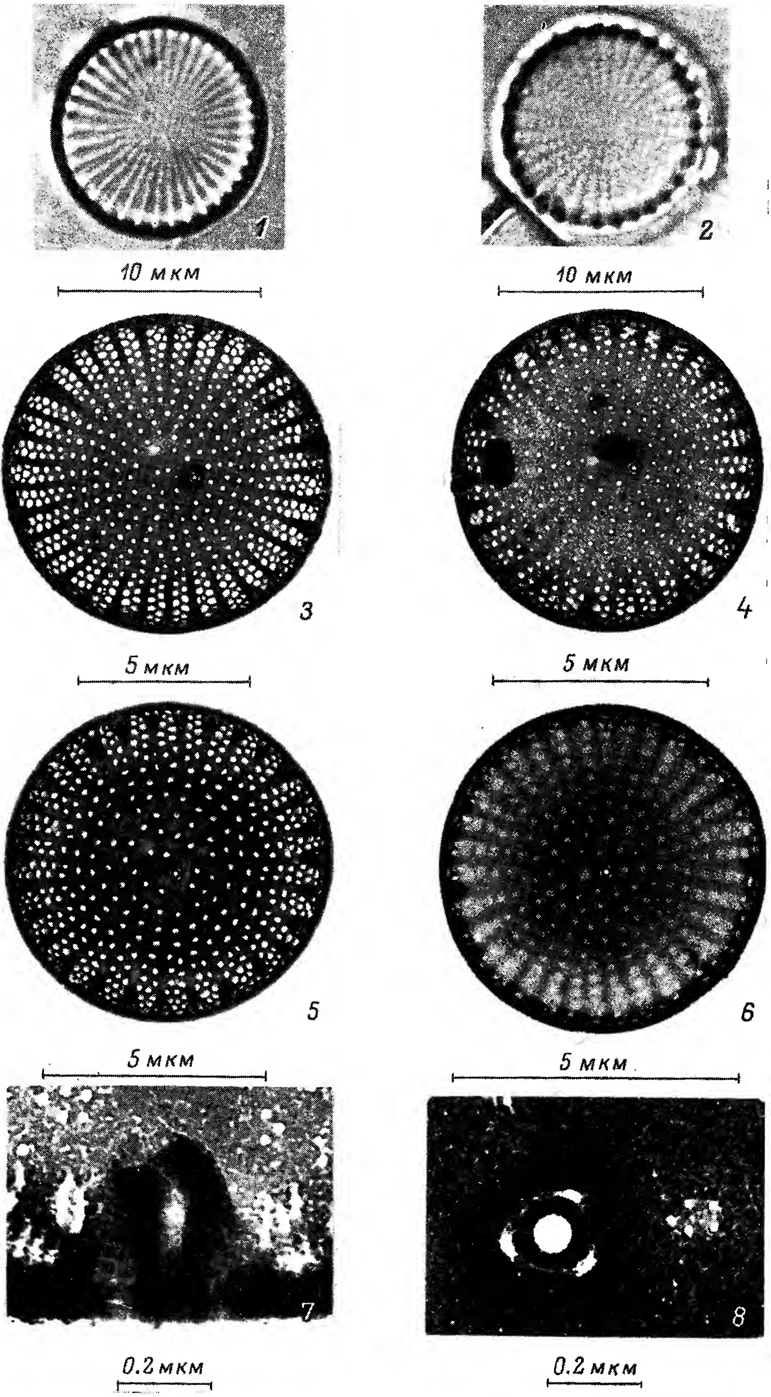


Рис. 2. *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin sp. nov. из различных местообитаний.

1—6 — створки; *7* — двугубый вырост на загибе створки; *8* — центр створки с подпертым выростом. *1*, *2*, *5* — из Иваньковского водохранилища; *3*, *4* — из Чебоксарского водохранилища; *6* — из низовьев Волги; *1*, *2* — СМ; *3—8* — ТЭМ.

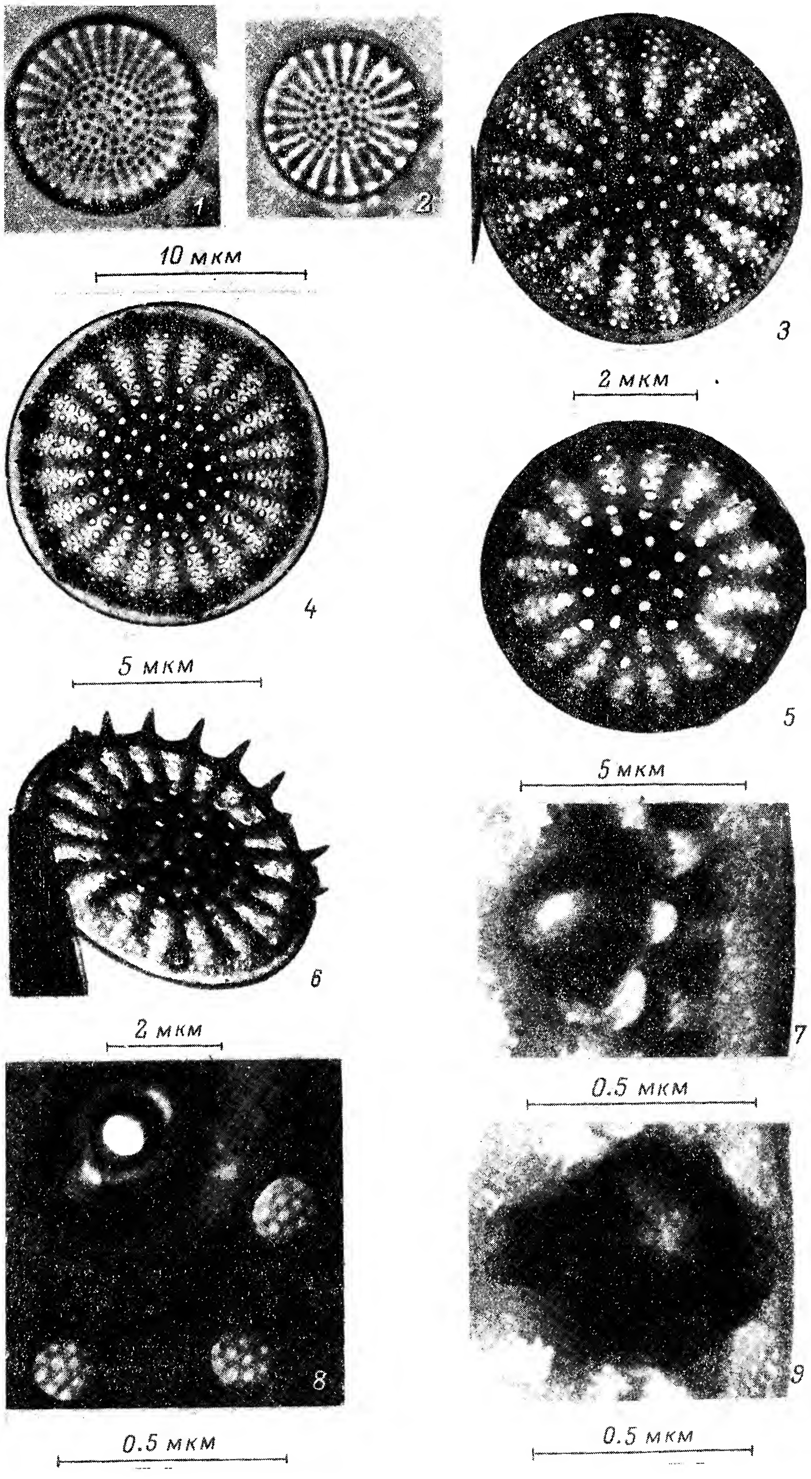


Рис. 3. *Stephanodiscus perforatus* Genkal et Kuzmin sp. nov.

1—6 — створки; *7* — загиб створки с двугубым выростом; *8* — часть створки с подпертым выростом; *9* — загиб створки с подпертым выростом. Рыбинское водохранилище; *1—2* — СМ; *3—9* — ТЭМ.

К стр. 1311

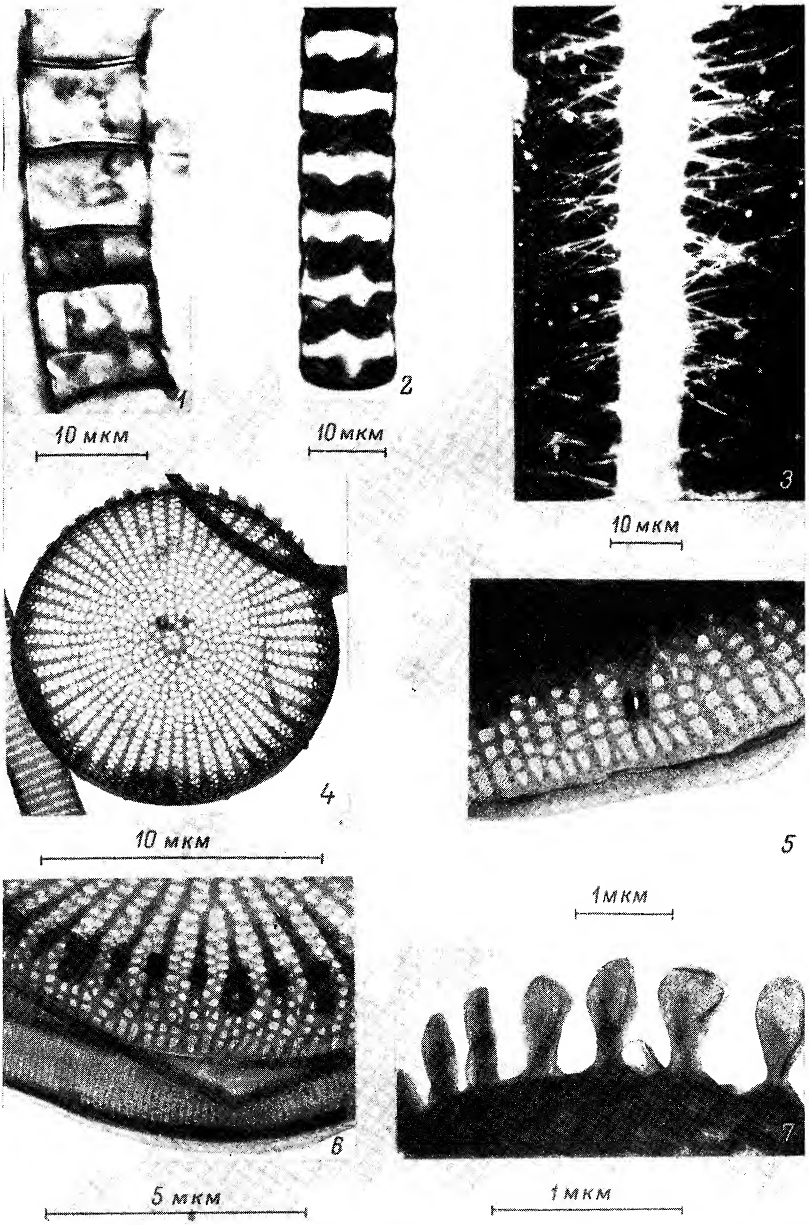


Рис. 4. *Stephanodiscus incognitus* Kuzmin et Genkal sp. nov.

1—2 — клетки в нитях (*1* — подсушенный препарат); *3* — щетинки (темное поле); *4* — створка, *5* — загиб створки с двугубым выростом; *6* — загиб створки с шипами, подпертыми выростами и вставочными ободками; *7* — край створки с шипами. Рыбинское водохранилище; *1—3* — СМ; *4 — 7* — ТЭМ.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Г. Я. Жукова, Г. И. Савина. Электронномикроскопическое исследование зародыша *Epipactis atrorubens* (Hoffm.) Schult. (*Orchidaceae*) на ранних фазах его развития 1241

А. П. Соколовская, Н. С. Пробатова. Хромосомные числа некоторых злаков (*Poaceae*) флоры СССР. II 1247

В. В. Петровский, П. Г. Жукова. Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля 1258

Л. С. Благодатских. Флористические и эколого-ценотические особенности бриофлоры Таймырского стационара 1274

Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух. Очерк флоры и растительности Ялтинского горно-лесного государственного заповедника. I. Растительность 1285

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1302

В. А. Демьянов. Метод изучения фитогенного поля древесных пород. (1302).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1309

С. И. Генкал, Г. В. Кузьмин. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (*Bacillariophyta*). (1309). — **И. Ф. Сацыперова.** Новый вид борщевика *Heracleum nanum* Satzyperova (*Apiaceae*) из Предкавказья. (1312).

СООБЩЕНИЯ 1321

А. Ф. Андрощук. Диплоидная и тетраплоидная географические расы *Achillea setacea* Waldst. et Kit. (*Asteraceae*) на Украине. (1321). — **В. Ю. Мандрик, Е. А. Ментковская.** Цитоэмбриологическое исследование некоторых популяций *Potentilla erecta* (L.) Hampe в Украинских Карпатах. Оплодотворение, развитие эндосперма и зародыша. (1326). — **С. С. Харкевич.** О распространении арктических видов *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. и *Duponita psilosantha* Rupr. (*Poaceae*) в Камчатской области. (1334). — **И. Ф. Удра.** О возникновении *Pinus pumila* (Pall.) Regel (*Pinaceae*) и формировании его ареала. (1337). — **В. А. Белова.** Пути формирования современной флоры в котловинах Байкальской рифтовой зоны. (1341). — **Э. Б. Мотеюнене, Д. П. Марчюлёнене, Н. А. Гудавичене, Л. Н. Воробьев.** Избирательное поглощение некоторых радионуклидов клеточными компартментами харовых водорослей. (1345). — **Е. В. Дмитриева.** Кедровый стланик на южном пределе своего распространения (таксационно-типологическая характеристика). (1352). — **Л. И. Малышев, Г. А. Пешкова.** Сводка «Флора Центральной Сибири» и работа над ней. (1358).

ОБЗОРЫ 1364

А. И. Прошкина-Лавренко, **В. С. Шешукова-Порецкая.** Обзор монографий по диатомовым водорослям СССР за 1971—1976 гг. (1364).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 1372

А. М. Семенова-Тян-Шанская, Л. В. Табака. Первая Всесоюзная научная школа по охране флоры и растительности. (1372).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1378

Д. В. Лебедев. *Неттанкур Д. де.* Несовместимость у покрытосеменных. Монография по теоретической и прикладной генетике. Т. 3. 1977. (1378). — **Т. А. Работнов.** *Г. Вальтер.* Экологическая система континентов (биогеосфера). 1976; Растительные зоны и климат. 3-е изд., 1977. (1379). — **Т. А. Парибок.** *Роберт Гудериан.* Загрязнение атмосферного воздуха. Фитотоксичность кислых газов и ее значение для контроля загрязнения. 1977. (1381). — **А. П. Белавская.** *И. Л. Кореляковa.* Растительность Кременчугского водохранилища. (1384). — **О. В. Заленский, Л. А. Филиппова.** *А. Л. Курсанов.* Транспорт ассимилятов в растении. (1385).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ 1389

О новой комиссии ВБО. (1389).

ХРОНИКА 1390

А. П. Белавская. I Всесоюзная конференция по высшим водным и прибрежноводным растениям (Борок, Ярославская обл., 7—9 IX 1977). (1390).

1 р. 50 к.

Индекс
70056

В МАГАЗИНАХ «АКАДЕМКНИГА» ИМЕЮТСЯ В ПРОДАЖЕ:

Арктическая флора СССР. Критический обзор сосудистых растений, встречающихся в арктических районах СССР. Вып. VI. Семейства *Caryophyllaceae—Ranunculaceae.* 1971. 248 с. 1 р. 92 к.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 78. 1971, 120 с. 84 к.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 79. 1971. 125 с. 68 к.

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 82. 1971. 128 с. 96 к.

Вопросы охраны ботанических объектов. 1971. 308 с. 1 р. 27 к.

Геоботаническое картографирование. 1970—1971. 100 с. 84 к.

Морфогенез овощных растений. Опыт морфофизиологического анализа разных жизненных форм растений, используемых как овощные культуры. 1971. 320 с. 1 р. 85 к.

Морфология цветковых растений. 1971. 184 с. 75 к.

Новости систематики высших растений. 1970. Т. 7. 1971. 324 с. 2 р. 27 к.

Новости систематики низших растений. 1971. Т. 8. 1971. 368 с. 1 р. 70 к.

Плотникова Л. С. Интродукция древесных растений китайско-японской флористической подобласти в Москве. 1971. 135 с. 96 к.

Попушой И. С. Микофлора плодовых деревьев СССР. 1971. 466 с. 1 р. 91 к.

Растительность правобережья Енисея. Южная часть Красноярского края. 1971. 380 с. 2 р. 47 к.

Смирнов В. Ф. Новые сорта косточковых культур, выведенные в СССР (вишня, черешня, слива, алыча, абрикос, персик). 1972. 260 с. 2 р. 40 к.

ЗАКАЗЫ НАПРАВЛЯЙТЕ ПО ОДНОМУ
ИЗ ПЕРЕЧИСЛЕННЫХ АДРЕСОВ МАГАЗИНОВ
«КНИГА—ПОЧТОЙ» «АКАДЕМКНИГА»:

480091 **Алма-Ата**, 91, ул. Фурманова, 91/97; 370005 **Баку**, 5, ул. Джапаридзе, 13; 734001 **Душанбе**, проспект Ленина, 95; 252030 **Киев**, ул. Пирогова, 4; 443002 **Куйбышев**, проспект Ленина, 2; 197110 **Ленинград**, П-110, Петрозаводская ул., 7; 117192 **Москва**, В-192, Мичуринский проспект, 12; 630090 **Новосибирск**, 90, Морской проспект, 22; 620151 **Свердловск**, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700029 **Ташкент**, 29, ул. К. Маркса, 28; 450059 **Уфа**, 59, ул. Р. Зорге, 10; 720001 **Фрунзе**, бульвар Дзержинского, 42; 310003 **Харьков**, Уфимский пер., 4/6.

Ботанический журнал, 1978, т. 63, 9, 1241—1392